ANATOMISCHE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE MONOGRAPHIEN

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. WILHELM ROUX

---

3. HEFT

REMARQUES SUR LE MECANISME DU MODELAGE DES EMBRYONS HUMAINS

(JUSQU'A 6 à 7 mm. DE LONGUEUR)

COURBES EMBRYOTECTONIQUES

PAR

DR. EUG. BUJARD

GENÈVE

AVEC 43 FIGURES DANS LE TEXTE

LEIPZIG UND BERLIN

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1914

3. HEFT

REMARQUES SUR LE MECANISME DU MODELAGE DES EMBRYONS HUMAINS

(JUSQU'A 6 à 7 mm. DE LONGUEUR)

COURBES EMBRYOTECTONIQUES

PAR

Dr. EUG. BUJARD
GENÈVE

AVEC 43 FIGURES DANS LE TEXTE

LEIPZIG UND BERLIN
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1914

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung, vorbehalten.

Copyright 1914 by Wilhelm Engelmann, Leipzig and Berlin.

Table des matières.

Introduction . . . . . p. 1
Première Série . . . . . » 4
A. Description des embryons . . . . . » 4
B. Discussion de la première série. . . . . » 31
I. Première période de développement . . . . . » 32
II. Deuxième période de développement . . . . . » 32
1. Mouvement de bascule et courbes du modelage général de l'embryon » 32
2. Modelage de la queue de l'embryon . . . . . » 37
3. Modelage de la courbure dorsale . . . . . » 39
4. Modelage de la tête de l'embryon. . . . . » 43
Résumé. . . . . » 48
III. Troisième période de développement . . . . . » 50
1. Modelage de la queue de l'embryon . . . . . » 50
2. Modelage de la courbure dorsale . . . . . » 50
3. Modelage de la tête de l'embryon. . . . . » 56
Résumé. . . . . » 71
Conclusions et tableau normal des embryons de la première série. . . . . » 74
Deuxième Série . . . . . » 78
A. Description des embryons . . . . . » 78
B. Discussion de la deuxième série . . . . . » 86
Conclusions . . . . . » 92
Conclusions générales . . . . . » 93
Bibliographie . . . . . » 95

Le modelage de l'embryon humain durant les premiers stades de son développement est facile à suivre, maintenant que nous possédons une série de descriptions et de reconstructions de jeunes embryons.

Une question, cependant, ne paraît pas définitivement tranchée, celle de la flexion dorsale, particulière à certains embryons humains, tels que les embryons Lg. et Sch. des «Normentafeln» de His.

Cette même question s'est posée à nous brutalement, par l'étude d'un embryon humain de 20 somites (Embryon Eternod. Delaf.), de la collection de l'Institut d'Histologie et d'Embryologie de Genève, et dont nous avons publié la monographie récemment.

Les premiers embryons humains présentant une brusque flexion dorsale, embryons en double C, qui ont été décrits, sont ceux de R. Wagner et Joh. Müller.

His, en 1880 (16), fait observer à leur sujet que cette brisure du dos et le rejet en arrière de la partie caudale doivent être anormaux et qu'ils peuvent être la conséquence, soit d'un développement anormal, soit d'un accident par ramollissement de l'embryon, dans un œuf abortif.

En 1882 et 1885, His, à la suite de ses études personnelles d'embryons humains fléchis en double C (embryon Lg. et Sch.), admet que la flexion dorsale peut être normale.

Il explique cette déformation par une extension insuffisante de l'amnios au niveau de l'ombilic, extension qui n'est pas proportionnée à l'allongement caudal de l'embryon lui-même. L'embryon est sanglé par l'insertion de l'amnios et de la vésicule ombilicale; il ne peut s'étendre; il fléchit au niveau de sa partie moyenne, aplatie et flexible; le sens de cette flexion peut être dorsal ou ventral.

His pense que la flexion dorsale primaire se transforme brusquement en une courbure ventrale secondaire et compare cette transformation à la détente d'un ressort.

His ne pose que la question de degré de cette courbure, admettant que des tractions sur le sac vitellin, pendant la préparation, peuvent contribuer à exagérer cette flexion normale ou même à la reconstituer après son effacement. Il hésite, en effet, dans l'interprétation de ses divers embryons fléchis dorsalement: tandis qu'il regarde les embryons Lg. et Sch. comme entièrement normaux, il doute à propos de l'embryon BB et se demande si la

courbure dorsale n'aurait pas été rétablie artificiellement par traction sur le cordon ombilical.

KOLLMANN, en 1889 (28), à propos de l'embryon BULLE, admet la réalité et la normalité de cette flexion dorsale; une telle flexion n'est connue que chez l'homme; elle est déjà effacée dans l'embryon BULLE et ne serait indiquée chez lui, au sens de KOLLMANN, que dans la légère concavité du dos au niveau des sixièmes somites. Dès lors, KOLLMANN a décrit à nouveau la courbure dorsale chez plusieurs embryons, pathologiques du reste; il la cite encore comme normale dans son Handatlas (30), fig. 186 à 188.

GF. V. SPEE, en 1896 (39), estime que la flexion dorsale des embryons de 7 somites est normale; elle n'est pas artificielle, mais provoquée par une croissance plus rapide de la région dorsale; cette ensellure s'égalise peu à peu et disparaît chez l'embryon de 13 protovertèbres. En 1908 (40), il se range à l'idée de KEIBEL, qui localise la possibilité de la flexion dorsale chez l'embryon humain durant la période qui va du stade de 6 somites à celui de 14 somites env. et regarde les embryons de HIS, fléchis en double C, comme anormaux.

KEIBEL (22), pour la première fois, en 1905, fait en effet remarquer que la flexion dorsale n'est pas un fait général; il cite les embryons de KRÖMER (6 somites), de PFANNENSTIEL (14 somites) et de MEYER (23 somites), qui ne présentent aucune flexion semblable; au contraire, tous sont plus ou moins recourbés du côté ventral; il conclut que, par conséquent: «s'il y a une flexion dorsale chez l'embryon humain, elle ne peut se présenter que chez les embryons de 6 à 12 somites; mais que, malheureusement, les embryons de ce stade, que nous connaissons (embryon ETERNOD 8 somites, UNGER 9 somites), proviennent d'œufs abortifs[1] et qu'il nous manque encore l'observation d'un œuf intact, d'origine opératoire». Enfin il conclut que les embryons de HIS de 29 à 32 somites sont en tous cas anormaux.

En 1908, dans ses «Normentafeln», KEIBEL (26) aggrave encore sa critique et, à propos de l'embryon UNGER, il déclare que la flexion dorsale n'est jamais normale, mais qu'elle est provoquée par des processus de gonflement, analogues à ceux qu'on observe parfois au cerveau.

L'opinion de KEIBEL est pour ainsi dire devenue classique[2]; LEWIS (32) et STREETER (42), à propos de l'embryon DANDY, admettent aussi un mauvais état de conservation.

BROMAN, en 1911 (4), pense qu'il se produit une légère concavité dorsale au moment de la fermeture de la plaque neurale, mais que cette courbure s'efface rapidement par la réalisation de la flexion ventrale générale. Il se

---

[1] Nous ferons remarquer que l'embryon ETERNOD de 8 somites (long. 2,11 mm.), que KEIBEL et d'autres auteurs regardent comme abortif, provient en réalité d'une autopsie médico-légale, à la suite d'empoisonnement.

[2] Voir encore KEIBEL, 1910 (24).

range à la démonstration de KEIBEL, que les flexions dorsales des stades ultérieurs sont anormales.

En résumé, deux opinions se trouvent en présence:

1. Celle de HIS etc.: la flexion dorsale de l'embryon humain est normale.
2. Celle de KEIBEL, etc.: la flexion dorsale est un artifice, le résultat d'un gonflement («durch Quellung»).

Nous hésitions lorsque l'étude de l'embryon ETERNOD DELAF. nous a obligé de prendre position. Notre conclusion, comme nous le résumerons plus loin, a été que, chez l'embryon ETERNOD DELAF. du moins, la flexion dorsale est anormale; mais qu'elle n'est nullement un artifice; c'est une véritable anomalie, dont la cause doit être recherchée dans les malformations des annexes.

Dans ces conditions, il nous a paru utile de faire une revision totale des

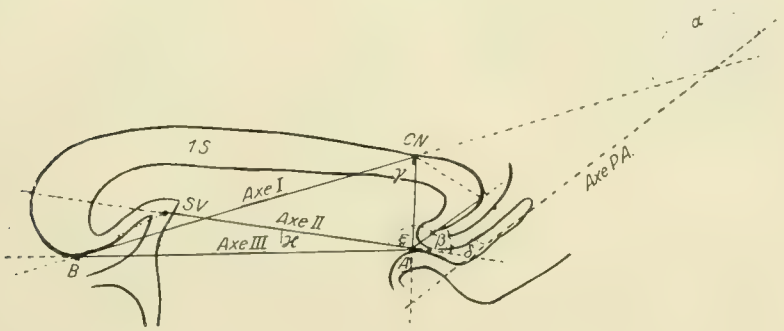

Fig. 1. — Axes et angles de nos graphiques. Profil de l'embryon KRÖMER. *A*. Point allantoïdien. — *B*. Point buccal. — *CN*. Canal neurentérique. — *S V*. Sinus veineux du cœur. — *I S*. Première paire de somites (les mêmes lettres dans les autres figures).

embryons humains de la littérature, au point de vue de leur modelage et de leurs rapports organiques.

Nous avons repris les dessins originaux des auteurs et les avons ramenés à une échelle commune (gross. de 50 diam.); par leur comparaison minutieuse et leur superposition, nous avons essayé de déterminer le mécanisme du modelage de l'embryon, en prenant comme *critère de normalité*: la continuité dans la forme et dans le mouvement.

Nous avons de plus essayé de schématiser les principaux processus de modelage par une série de *graphiques angulaires*, démontrant les variations de grandeur des angles compris entre les diverses parties de l'embryon. Dans ces graphiques, nous appelons (fig. 1):

1. *Axe I:* La ligne passant par le canal neurentérique (*CN*) et le sillon du stomeum, point buccal (*B*).

2. *Axe II:* La ligne passant par l'origine cloacale de l'allantoïde, point allantoïdien (*A*), et le sinus veineux du cœur (*SV*).

3. *Axe III:* La ligne passant par le point allantoïdien (*A*) et le point buccal (*B*).

4. *Angle α:* L'angle compris entre l'axe I de l'aire embryonnaire et la direction principale du pédicule abdominal («axe» du pédicule abdominal, axe *P. A.*). Cet angle mesure le mouvement de bascule de l'embryon pendant sa première période de développement.

5. *Angle β:* L'angle compris entre la ligne primitive, ou du moins sa partie caudale, et la première partie du pédicule abdominal. Cet angle mesure la flexion caudale des premiers stades.

6. *Angle γ:* L'angle compris entre l'axe I de l'aire embryonnaire et la ligne primitive, au niveau du canal neurentérique (*CN*). Cet angle mesure l'enroulement caudal de l'embryon pendant la première période de développement.

7. *Angle δ:* L'angle compris entre l'axe II de l'embryon et la direction principale du pédicule abdominal (axe *P. A.*). Cet angle mesure le mouvement de bascule durant la deuxième période de développement.

8. *Angle ε:* L'angle compris entre l'axe II de l'embryon et l'axe de la queue. Cet angle mesure la flexion caudale au deuxième stade de l'embryon.

9. *Angle ϰ:* L'angle compris entre les axes II et III de l'embryon. Cet angle mesure la flexion de la tête durant la deuxième période de développement.

Nous terminerons enfin cette revision, en déterminant quels sont les rapports géométriques de chaque stade en particulier et des divers stades entre eux; ce qui nous permettra de déterminer une série de valeurs s'exprimant par des courbes: *les courbes embryotectoniques* du développement[1].

Au cours de cette étude, les embryons humains, que nous connaissons, se sont groupés naturellement en deux séries:

1. La première série comprend les embryons sans flexion dorsale; ce sont les plus nombreux.

2. La seconde série comprend les embryons fléchis en double C.

Première Série.

A. Description des embryons.

Embryon Peters, Long. 0,19 mm., œuf médico-légal (suicide).

L'aire embryonnaire est excessivement petite; elle est englobée dans une masse mésodermienne générale, l'unissant au chorion; il n'y a pas encore de modelage apparent; le pédicule abdominal n'est pas délimité (fig. 2 *A*).

Un fait important pour le modelage ultérieur est le parallélisme existant entre l'aire embryonnaire et la surface choriale.

[1] De *εμβρυον* embryon; *τικτω* engendrer.

Embryon Fetzer. Long. 0,25 mm., œuf chirurgical (curettage).

Il présente les mêmes caractères que le précédent. L'union au chorion est très large, le parallélisme des surfaces choriale et embryonnaire est conservé.

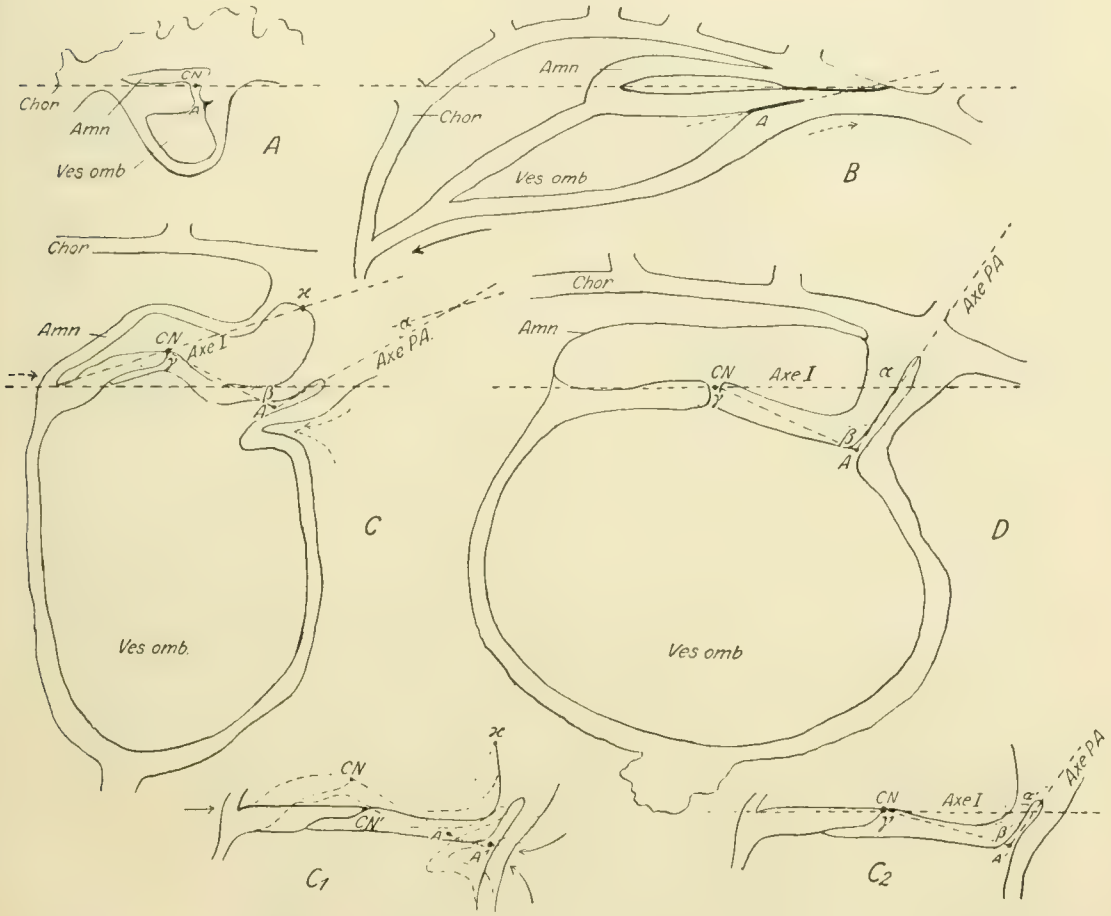

Fig. 2. — Comparaison des embryons Peters, Strahl-Beneke, Grosser et Frassi. Fig. *A*. — Embryon Peters (d'après un dessin de Grosser). Fig. *B*. — Embryon Strahl-Beneke (d'après un dessin des auteurs). L'embryon est étiré par les tractions anormales indiquées par les flèches. Fig. *C*. — Embryon Grosser (d'après un dessin de Grosser). L'embryon paraît déformé par une compression longitudinale; brisure de la ligne primitive.

$\alpha = 168°$; $\beta = 125°$; $\gamma = 135°$.

Fig. C_1. — Le même: essai de redressement; le point allantoïdien *A* a été reporté en *A'* (par un trajet en arc de cercle autour du centre *x*); —— embryon redressé; ---- embryon dans l'état primitif (fig. *C*).

Fig. C_2. — Le même: Axes et angles construits sur le schéma corrigé.

$\alpha' = 125°$; $\beta' = 110°$; $\gamma' = 165°$.

Fig. *D*. — Embryon Frassi (d'après un dessin de Keibel, Normentafeln). Axes et angles.

$\alpha = 125°$; $\beta' = 100°$; $\gamma' = 155°$.

Embryon v. H. de Gf. v. Spee. Long. 0,37 mm., œuf abortif.

L'aire embryonnaire, de forme ovale, présente déjà nettement un sillon médian, ébauche de la ligne primitive.

Un point nous paraît douteux dans cet œuf: la position de l'aire embryonnaire, dont le plan est perpendiculaire (radiaire) à la surface interne du chorion. Ce fait ne cadre pas avec ce que nous avons observé dans les œufs plus jeunes et ce que nous retrouverons à nouveau dans les plus âgés: le parallélisme des deux surfaces, choriale et embryonnaire. Ceci nous engage à laisser, jusqu'à plus ample informé, cet embryon en dehors de la série normale.

Embryon Grosser. Long. 0,67 mm., œuf abortif (traumatisme).

L'aire embryonnaire ovalaire montre nettement une ligne primitive et un canal neurentérique, se prolongeant au dessous par un canal chordal. Un début de modelage est indiqué par la flexion de l'embryon au niveau du canal neurentérique (*CN*); l'embryon, dans son ensemble, forme un angle obtus, largement ouvert, avec la direction du pédicule abdominal (angle α); l'embryon est dirigé plus ou moins parallèlement à la surface choriale (fig. 2 *C*).

La comparaison de cet embryon avec les embryons Peters et Fetzer montre que la croissance et la différenciation des parties se sont effectuées en conservant, jusqu'ici, les rapports primitifs, caractéristiques des plaques primordiales; tout le modelage se borne à un début de flexion qui s'est dessiné au niveau du canal neurentérique (*CN*), par suite de la prolifération intense, qui se produit à ce niveau et qui se traduit par l'apparition de protubérances caudales très nettes; cette flexion, même, paraît avoir été considérablement exagérée par l'accident, qui a déchiré la région de la ligne primitive et qui semble avoir refoulé l'origine de l'allantoïde (*A*) dans le sens céphalique et ventral. Il est possible de ramener, graphiquement, l'allantoïde à la position qu'elle devait occuper primitivement (*A'*), en lui faisant décrire un trajet en arc de cercle autour d'un centre (*x*), situé à la base du pédicule abdominal (fig. 2, *C* 1 et *C* 2). L'embryon, reconstitué graphiquement sur ce nouveau schéma, est beaucoup moins fléchi et ressemble davantage à l'embryon Frassi, plus âgé. Nous discuterons, à propos de ce dernier embryon, la normalité de ce schéma corrigé, par la comparaison des valeurs angulaires.

Signalons enfin la présence chez l'embryon Grosser d'un long tractus mésodermien, unissant le pôle de la vésicule ombilicale au chorion, et contenant diverses formations épithéliales, d'origine entodermienne, d'après Grosser.

Embryon Strahl-Beneke. Long. 0,75 mm., œuf chirurgical (curettage thérapeutique).

Chez cet embryon, la différenciation de l'aire embryonnaire est beaucoup plus avancée; on distingue déjà nettement la région de la ligne primitive et celle de la future plaque neurale; ces deux zones sont directement dans le prolongement l'une de l'autre.

L'embryon est attaché au chorion par un pédicule abdominal, contenant une ébauche allantoïdienne et doublé d'un canal amniotique (fig. 2 *B*).

Cet embryon ne nous paraît pas indemne de toute critique; l'aire embryonnaire est relativement parallèle au chorion, comme dans les embryons PETERS, FETZER et GROSSER, mais la direction du pédicule abdominal est curieuse: il est en effet allongé dans le même plan que l'aire embryonnaire; on dirait que l'embryon et son pédicule ont été étirés et tendus par la bride unissant la vésicule ombilicale au chorion; cette bride, l'ébauche de l'allantoïde et l'insertion choriale du pédicule abdominal sont sur la même ligne.

Il s'agit là, à notre sens, d'une véritable malformation annexielle, analogue à celle que nous verrons engendrer la courbure en double C, chez l'embryon ETERNOD DELAF.

Embryon Debeyre. Long. 0,9 mm., œuf chirurgical.

Cet embryon présente dans son ensemble une allure analogue à celle de l'embryon GROSSER. Malheureusement, la direction malencontreuse des coupes n'a pas permis une reconstruction suffisamment parfaite, pour qu'elle soit utilisable dans notre comparaison graphique.

Embryon Frassi, NT. I[1]. Long. 1,17 mm., œuf chirurgical (hystérectomie vaginale).

L'aire embryonnaire montre du côté céphalique l'ébauche d'une plaque neurale encore mal délimitée et du côté caudal un canal neurentérique (*CN*) et une ligne primitive (fig. 2 *D* et 3 *A*).

Ces deux formations, plaque neurale et ligne primitive, sont presque dans le même plan et dans le prolongement l'une de l'autre. Il y a cependant déjà une légère flexion ventrale au niveau du canal neurentérique (*CN* — angle γ).

L'aire embryonnaire, dans son ensemble, forme un angle de 125° environ (angle α) avec le pédicule abdominal, contenant l'allantoïde. La vésicule ombilicale est dirigée un peu obliquement du côté ventral et céphalique.

La comparaison de l'embryon FRASSI avec l'embryon GROSSER marque fort peu de différence entre ces deux stades, au point de vue du modelage (fig. 2 *C* et *D*); les dimensions seules ont changé. Les angles obtus compris: entre l'axe I de l'aire embryonnaire et la ligne primitive (angle γ), entre l'axe I et la direction principale du pédicule abdominal (angle α) sont, l'un plus fermé, et l'autre plus ouvert, chez l'embryon GROSSER; ce qui semble causé par l'accident que cet embryon a subi dans sa région caudale; en effet, les angles construits sur le schéma corrigé (fig. 2 *C* 2) sont plus réguliers et font partie d'une série continue, dont les autres termes sont représentés par les embryons FRASSI, ETERNOD VUILL. et suivants, comme le montre le tableau ci-dessous:

[1] NT.: Normentafeln de KEIBEL (26).

Embryon Grosser		Embryon Frassi	Embryon Eternod-Vuill.
fig. 2 *C*	fig. 2 *C* 2	fig. 2 *D*	fig. 3 *B*
$\alpha = 168°$	$\alpha' = 125°$	$\alpha = 125°$	$\alpha = 137°$
$\beta = 125°$	$\beta' = 110°$	$\beta = 100°$	$\beta = 47°$
$\gamma = 135°$	$\gamma' = 165°$	$\gamma = 155°$	$\gamma = 93°$

Ainsi l'angle α serait plus ouvert chez l'embryon Grosser, que chez tous les embryons qui le suivent, jusqu'à l'embryon Eternod Du. Ga. de 2,11 mm., y compris; tandis que l'angle α', du schéma corrigé, ouvre une série régulièrement croissante:

$$\alpha'_{Gr.} = \alpha_{Fr.} < \alpha_{Et.V.} < \cdots\cdots < \alpha_{x.}$$

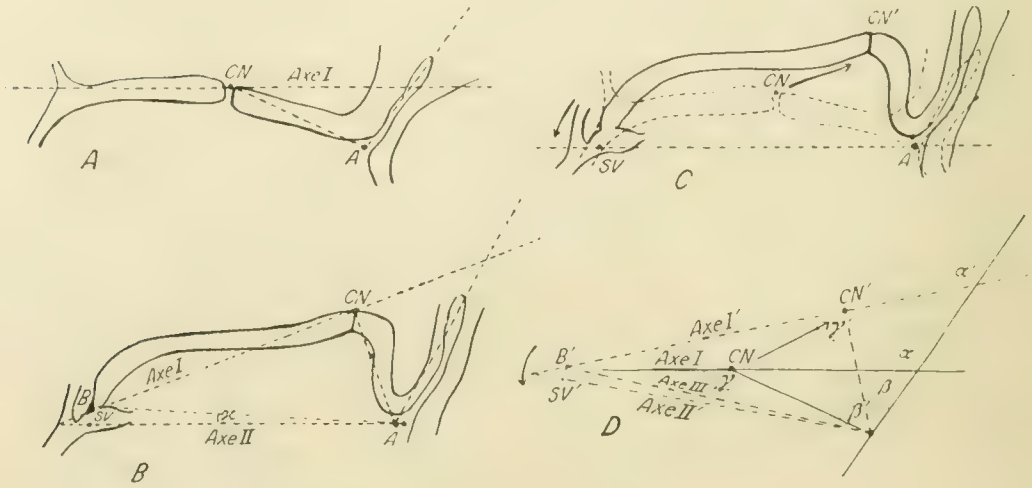

Fig. 3. — Comparaison des embryons Frassi et Eternod-Vuill.

Fig. *A*. — Embryon Frassi (d'après un dessin de Keibel, Normentafeln). Fig. *B*. — Embryon Eternod-Vuill. (d'après un dessin d'Eternod). Fig. *C*. — Les mêmes superposés. Fig. *D*. — Graphique angulaire des deux embryons: —— Axes, etc. de l'embryon Frassi. - - - - Axes etc. de l'embryon Eternod-Vuill.

$$\alpha = 125\ ;\ \alpha' = 137\ ;\ \alpha < \alpha'.$$
$$\beta = 100°;\ \beta' = 47°;\ \beta > \beta'.$$
$$\gamma = 155°;\ \gamma' = 93°;\ \gamma < \gamma'.$$
$$x' = -4°.$$

Au contraire, l'angle γ serait plus fermé que chez l'embryon Frassi; tandis que l'angle γ' du schéma corrigé fait de nouveau partie d'une série régulière:

$$\gamma'_{Gr.} > \gamma_{Fr.} > \gamma_{Et.V.} > \cdots\cdots > \gamma_{x.}$$

Ces irrégularités des angles α et γ nous paraissent la preuve définitive que l'embryon Grosser a été déformé en même temps que brisé. Par contre, les valeurs régulières des angles α' et γ' plaident en faveur de la normalité plus ou moins complète du schéma corrigé (fig. 2 *C* 2).

Embryon Eternod Vuill. Long. 1,30 mm., œuf chirurgical (curettage thérapeutique).

L'aire embryonnaire, en forme de biscuit, est légèrement creusée dans sa partie moyenne et tordue sur son axe; la plaque neurale est bien dessinée; le canal neurentérique (*CN*) et la ligne primitive sont visibles; celle-ci est légèrement fléchie en *S* (fig. 3 *B*).

La plaque neurale forme un angle de 93° avec la région de la ligne primitive (angle γ); cette dernière dessine un angle de 47° env. (angle β) avec le pédicule abdominal.

La partie céphalique de l'aire embryonnaire est déjà légèrement fléchie du côté ventral, au dessus de l'ébauche du cœur, en forme de fer à cheval et encore réduite à la région du sinus veineux (*SV*). Le sillon séparant la plaque neurale du soulèvement cardiaque indique la place du futur stomeum (point buccal, *B*). La direction de la vésicule ombilicale est oblique dans le sens ventral et céphalique.

La comparaison de l'embryon Eternod Vuill. avec le précédent (embryon Frassi) montre (fig. 3 *C* et *D*):

1. une flexion de l'aire embryonnaire au niveau du canal neurentérique (*CN*); l'angle γ est plus fermé;

2. que cette flexion de l'aire embryonnaire a été accompagnée d'un redressement de la ligne primitive, qui dessine maintenant un angle aigu avec le pédicule abdominal (angle β);

3. un léger mouvement de bascule de la région céphalique dirigé dans le sens ventral; l'angle α formé par l'axe I de l'aire embryonnaire et le pédicule abdominal a passé de 125° à 137° env.

Notons enfin que ces divers mouvements se sont effectués sans changer sensiblement la distance séparant la région céphalique et le sinus veineux de l'origine de l'allantoïde.

Embryon Gl. de Gf. v. Spee, NT. 2. Long. 1,54 mm., œuf abortif.

Il présente une grande ressemblance avec le précédent: l'aire embryonnaire, en forme de biscuit, est presque entièrement constituée par la plaque neurale; elle est légèrement tordue sur son axe; du côté caudal, le canal neurentérique et la ligne primitive (fig. 4 *A*). La vésicule ombilicale est dirigée directement du côté ventral.

La comparaison avec l'embryon Eternod Vuill. montre (fig. 4 *B*):

1. que la flexion ventrale au niveau du canal neurentérique (*CN*) a peu varié;

2. que l'enroulement de la tête a commencé et que celle-ci surmonte déjà légèrement le sillon du stomeum (*B*);

3. que le mouvement de bascule de l'aire embryonnaire toute entière s'est continué en même temps que l'embryon s'est allongé.

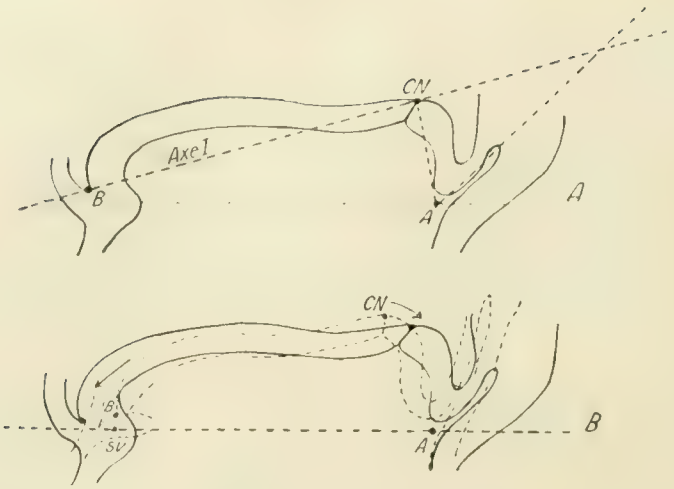

Fig. 4. — Comparaison des embryons Gf. v. Spee Gl. et Eternod-Vuill.
Fig. *A*. — Embryon Gf. v. Spee Gl. (d'après un schéma de Gf. v. Spee). Fig. *B*. — Le même (——) superposé à l'embryon Eternod-Vuill (---).

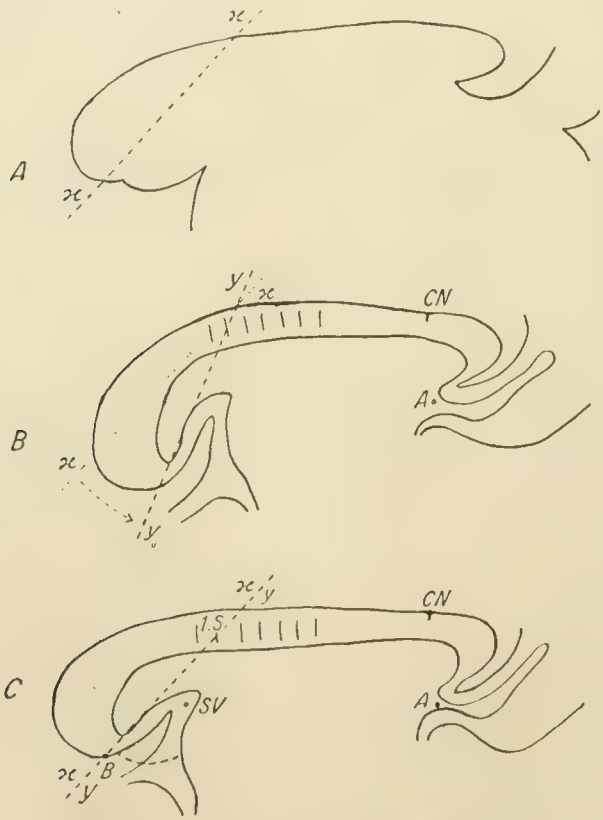

Fig. 5. — Embryon Krömer Klb. NT. 3.
Fig. *A*. — Etat primitif, d'après un croquis de Pfannenstiel. Fig. *B*. — Etat reconstruit, d'après un dessin de Felix (9). (Exagération de la flexion céphalique et diminution de la longueur totale de l'embryon.) Fig. *C*. — Le même après correction graphique (voir aussi fig. 1).

Embryon Krömer-Pfannenstiel NT. 3. Long. 1,80 mm. (1,38 mm. après reconstruction), œuf chirurgical (laparotomie).

L'embryon KRÖMER est déjà passablement modelé (fig. 5 *B*); la plaque neurale est profondément creusée en gouttière; à droite et à gauche de celle-ci, 6 paires de somites sont nettement dessinées. La flexion et l'enroulement céphaliques sont tels que la tête est déjà en avant du sillon du stomeum (*B*); la région cardiaque s'étend de celui-ci jusqu'à peu près au niveau du 1er segment primordial (*I S*). La flexion caudale est aussi complète; le pédicule abdominal est courbé et son insertion est reportée sur la face ventrale de la queue. Enfin, le corps de l'embryon est en totalité légèrement fléchi, du côté ventral. La vésicule ombilicale est dirigée un peu obliquement dans le sens caudal; le pédicule vitellin, rétréci, s'étend du niveau de la 1re paire de somites (*I S*) jusqu'à l'origine du canal allantoïdien (*A*).

Deux faits doivent nous arrêter avant toute comparaison: 1. Au cours de sa préparation, l'embryon KRÖMER a subi une réduction de dimensions, trop considérable pour être le résultat d'une simple rétraction des tissus: de 1,8 mm., qu'il mesurait à l'état frais, il s'est réduit à 1,38 mm. 2. De plus, la comparaison du croquis (fig. 5 *A*) donné primitivement par PFANNENSTIEL (34) avec les dessins obtenus à la suite des reconstructions (fig. 5 *B*) démontre une modification profonde de la courbure dorsale; la tête est beaucoup plus fortement fléchie sur les seconds que sur le premier dessin. Cette exagération de flexion est mesurée par l'angle compris entre les lignes *xx* et *yy*.

Nous avons essayé de reconstituer graphiquement l'état primordial et nous nous sommes convaincus: que le redressement de la tête avait pour conséquence immédiate, de faire récupérer à l'embryon ses premières dimensions: Long. 1,8 mm. (fig. 5 *C*).

Il faut donc conclure que l'embryon KRÖMER tel qu'il se présente dans les reconstructions est déformé, par suite d'une accentuation de la flexion de la tête, qui s'est produite au cours de la préparation, et nous proposons de considérer comme schéma de l'état normal primitif: la figure redressée, dont la courbure dorsale répète celle du croquis de PFANNENSTIEL (fig. 1 et fig. 5 *C*).

La comparaison de l'embryon KRÖMER avec les précédents montre que le modelage a suivi les processus suivants (fig. 6 *A* et *B*):

1. que l'allongement a été accompagné d'une légère flexion générale du corps dans le sens ventral; l'angle γ s'est fermé;

2. que la formation de la tête s'est faite par un mouvement d'enroulement, tel que le point buccal (*B*), sillon du stomeum, semble avoir décrit un arc autour du sinus veineux (*S V*), en même temps que celui-ci a été repoussé dans le sens ventral, au dessous du pharynx (voir aussi fig. 19); il en résulte que l'angle compris entre les axes II et III a changé de signe et s'est ouvert (angle $\varkappa$);

3. qu'un enroulement semblable et la flexion à angle aigu de la ligne primi-

tive ont modelé la partie caudale; ce modelage n'est que la suite de la flexion en *S* de la ligne primitive de l'embryon Eternod Vuill.;

4. que le modelage de la queue a provoqué une coudure du pédicule abdominal et de l'allantoïde: l'angle compris entre la ligne primitive et le pédicule abdominal a de ce fait peu varié (angle β);

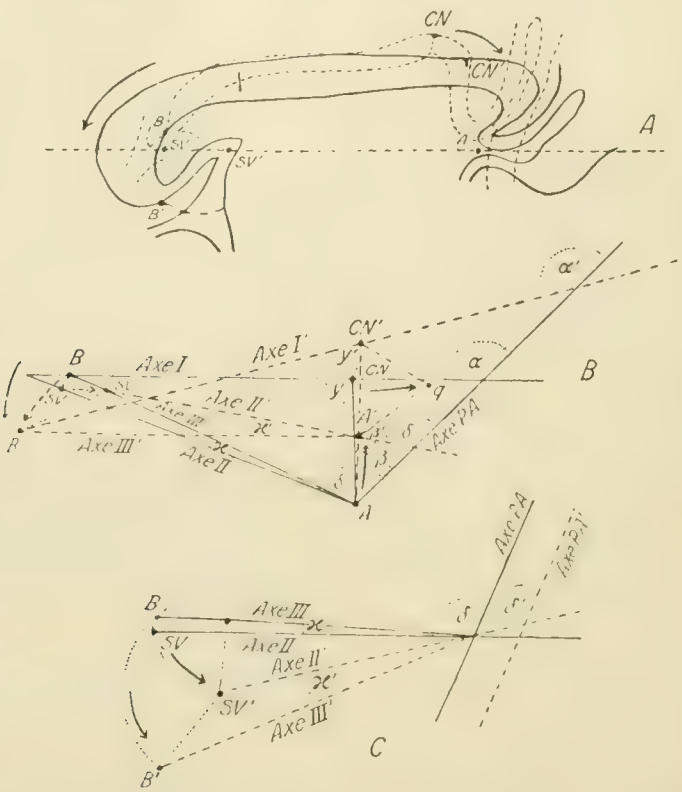

Fig. 6. — Comparaison des embryons Krömer Klb. et Eternod-Vuill.

Fig. *A*. — Les deux embryons superposés: —— Embryon Krömer. ---- Embryon Eternod-Vuill. Fig. *B*. — Premier graphique angulaire: l'axe du pédicule abdominal (axe *PA*) considéré comme axe fixe. Fig. *C*. — Second graphique angulaire: le point allantoïdien *A* considéré comme point fixe. —— Axes, etc. de l'embryon Eternod-Vuill. ---- Axes, etc. de l'embryon Krömer.

$\alpha = 137\,; \quad \alpha' = 150°; \quad \alpha < \alpha'.$
$\beta = 47°; \quad \beta' = 44°; \quad \beta > \beta'.$
$\gamma = 93°; \quad \gamma' = 75°; \quad \gamma > \gamma'.$
$\delta = 112°; \quad \delta' = 125°; \quad \delta < \delta'.$
$\varkappa = -4°; \quad \varkappa' = +10°; \quad \varkappa < \varkappa'.$

5. que ces divers modelages ont accentué le mouvement de bascule générale de l'embryon dans le sens ventral, de telle sorte que l'angle formé par l'axe I de l'embryon et le pédicule abdominal est maintenant de 150° env. (angle α);

6. que la vésicule ombilicale a été entraînée par ces divers mouvements.

Embryon Eternod Du. Ga. Long. 2,11 mm., autopsie médico-légale.

Le modelage de cet embryon est un peu plus avancé que celui de l'embryon Krömer (fig. 7). La fermeture de la plaque neurale a commencé dans la région moyenne; elle s'étend déjà, du côté céphalique, bien au delà de la première paire de segments primordiaux; elle s'arrête, du côté caudal, au niveau de la septième et dernière paire de somites délimités; à ce même niveau, le corps de l'embryon est brusquement fléchi dans le sens dorsal. Les enroulements de la tête et de la queue sont à peu près les mêmes que ceux de l'embryon Krömer; la ligne primitive est, de même, fléchie à angle aigu. Le cœur, légèrement recourbé en *S*, s'étend du sillon du stomeum, jusqu'au niveau de la 1re paire de somites. La vésicule ombilicale est dirigée obliquement dans le sens ventral et céphalique; le pédicule vitellin s'étend de la région moyenne du cœur jusqu'un peu au delà de la 7e paire de protovertèbres.

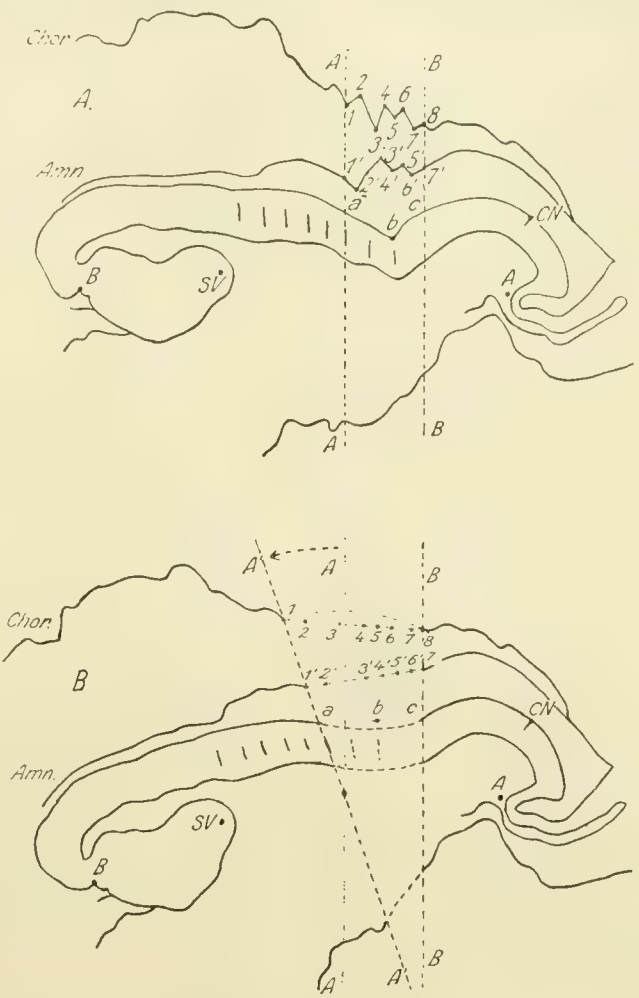

Fig. 7. — Embryon Eternod Du. Ga.

Fig. *A*. — Reconstruction originale (d'après un dessin d'Eternod), complétée par les membranes choriale (*Chor.*) et amniotique (*Amn.*), reconstruites graphiquement d'après les préparations. *I* ... 8, *I'* ... 7', plissements des membranes, au niveau de l'ensellure dorsale, *a* ... *c*.

Fig. *B*. — Le même, après correction graphique: légère concavité dorsale au niveau des 7mes—8mes paires de somites.

Deux faits distinguent profondément l'embryon Eternod Du. Ga. de l'embryon Krömer: la flexion dorsale, la direction ventro-céphalique de la vésicule ombilicale. Pour le reste, le modelage s'est effectué, en continuant les mouvements commencés dans les embryons précédents; il serait donc normal dans son allure générale.

Pour ce qui est de la flexion dorsale, il faut se souvenir tout d'abord que tous les embryons de mammifères et même de vertébrés présentent un creusement du dos, une *ensellure dorsale*, à l'époque de la fermeture de la plaque neurale, en canal. Il est donc naturel, que l'embryon humain obéisse à ce même processus, dont nous essayerons de déterminer plus loin le mécanisme. Le seul fait curieux est que l'ensellure dorsale, régulièrement concave chez les vertébrés, se présente souvent chez l'homme sous forme d'une véritable brisure.

Y a-t-il quelque chose chez l'embryon Eternod Du. Ga. qui puisse expliquer cette brisure et nous en donner la valeur réelle?

Nous avons complété la reconstruction originale de l'embryon Eternod Du. Ga. par la reconstruction graphique de l'amnios et de la surface interne du chorion (fig. 7 *A*).

On constate alors, qu'au niveau de la courbure dorsale de l'embryon, l'amnios dessine toute une série de plis (I′ . . . 7′), bien plus accentués que les ondulations, qui se retrouvent dans les autres régions, et qu'à ce même niveau, la surface choriale présente aussi des plis artificiels (I . . . 8), plus nombreux et plus forts que ceux qui sillonnent sa surface un peu partout.

Ainsi, il existe une zone comprise entre les lignes *AA* et *BB* de notre dessin, dans laquelle on constate simultanément:

1. la flexion dorsale de l'embryon;
2. un plissement anormal de l'amnios;
3. un plissement exagéré du chorion.

A l'aide du compas, nous avons additionné les plis de ces différentes régions et avons obtenu une série de longueurs: I—8, I′—7′ et *a—c*, de valeurs régulièrement décroissantes, telles que la réunion des points *I*, *I′* et *a* donnaient une ligne droite *A′A′*, coupant angulairement la ligne *BB* (fig. 7 *B*). Nous appuyant sur ce premier graphique, nous avons essayé de redresser l'embryon Eternod Du. Ga. et avons obtenu le profil d'un embryon ayant une ensellure dorsale très régulière, de même allure que celle qui caractérise les embryons de mammifères et de vertébrés en général.

Il semble donc, qu'il faut conclure, de cette étude graphique que l'embryon Eternod Du. Ga., régulièrement ensellé, a subi, à un moment donné, une action qui a brisé sa concavité dorsale. Cet accident s'est produit: soit pendant la préparation, soit au moment de la mort de la mère; celle-ci en effet a succombé aux symptomes d'un empoisonnement aigu et à l'autopsie, pratiquée 7 heures après la mort, donc dans des conditions particulièrement favorables, l'œuf a été trouvé sorti de sa loge déciduale[1].

La brisure artificielle de l'ensellure dorsale est-elle suffisante pour nous obliger à rejeter l'embryon Eternod Du. Ga. de la série normale, comme le voudrait Keibel et d'autres auteurs? nous ne le pensons pas.

[1] Eternod (8).

En effet, la déformation de l'embryon ETERNOD DU. GA. est de même ordre et exactement de même valeur que la déformation artificielle que nous avons démontrée chez l'embryon KRÖMER NT. 3. L'angle compris entre les lignes *A' A'* et *BB* de l'embryon ETERNOD DU. GA. (fig. 7 *B*) est de même ouverture que l'angle compris entre les lignes *xx* et *yy*, mesurant l'exagération de flexion de la tête de l'embryon KRÖMER (fig. 5 *B*).

Les deux embryons ont subi un accident semblable; seul le lieu est différent, parce que la flexion anormale, artificielle, s'est produite au «locus minoris resistentiae» actuel et n'a été que l'exagération et la déviation d'un mouvement normal, mais régulier: l'enroulement de la tête chez l'embryon KRÖMER; l'ensellure dorsale chez l'embryon ETERNOD DU. GA.

Quant au fait que la vésicule ombilicale a été reporté obliquement dans le sens ventral et céphalique, nous estimons qu'il n'est que la conséquence ou mieux le corollaire du premier accident.

La comparaison des embryons KRÖMER et ETERNOD DU. GA. nous enseigne ainsi, (fig. 8):

1. que la fermeture du canal neural est accompagnée de l'apparition d'une ensellure dorsale. Y a-t-il corrélation de cause à effet entre ces deux processus?

Nous avons construit une sorte de modèle, pour essayer de démontrer le mécanisme de l'ensellure dorsale:

Nous avons découpé dans une lame de caoutchouc une feuille dessinant les contours approximatifs d'une plaque neurale, telle qu'elle se présente au stade de l'embryon KRÖMER; cette lame a été transformée en gouttière par quelques fils de tension; nous l'avons, enfin, montée sur un support élastique, de telle sorte que l'ensemble réalise une courbure elliptique analogue à celle de la courbure dorsale du même embryon KRÖMER:

a) 1er stade: le support élastique dessine une courbure régulière à concavité ventrale, en rapport direct avec la courbure elliptique générale;

b) 2e stade: si l'on transforme la partie moyenne de la gouttière élastique (plaque neurale) en un canal, simulant le canal neural, le support élastique s'affaisse dans la région correspondante et tend à même à s'incurver dorsalement, tandis que la courbure générale, examinée de profil, présente une légère ensellure dorsale.

La conclusion, donc, est celle que nous avions prévue: que l'ensellure dorsale est une flexion locale et momentanée, causée par le début de fermeture de la plaque neurale, et qui s'effacera en même temps que la fermeture du système nerveux s'achèvera et que l'embryon s'enroulera, comme nous le verrons dans les stades suivants.

La comparaison des embryons KRÖMER et ETERNOD DU. GA. montre encore:

2. que l'allongement du corps de l'embryon ETERNOD DU. GA. s'est continué, comme précédemment, et a projeté la tête en avant du cœur;

3. que le modelage de la queue, la flexion de la ligne primitive et la coudure du pédicule abdominal n'ont guère variés (angles β et γ); l'apparition de l'en-

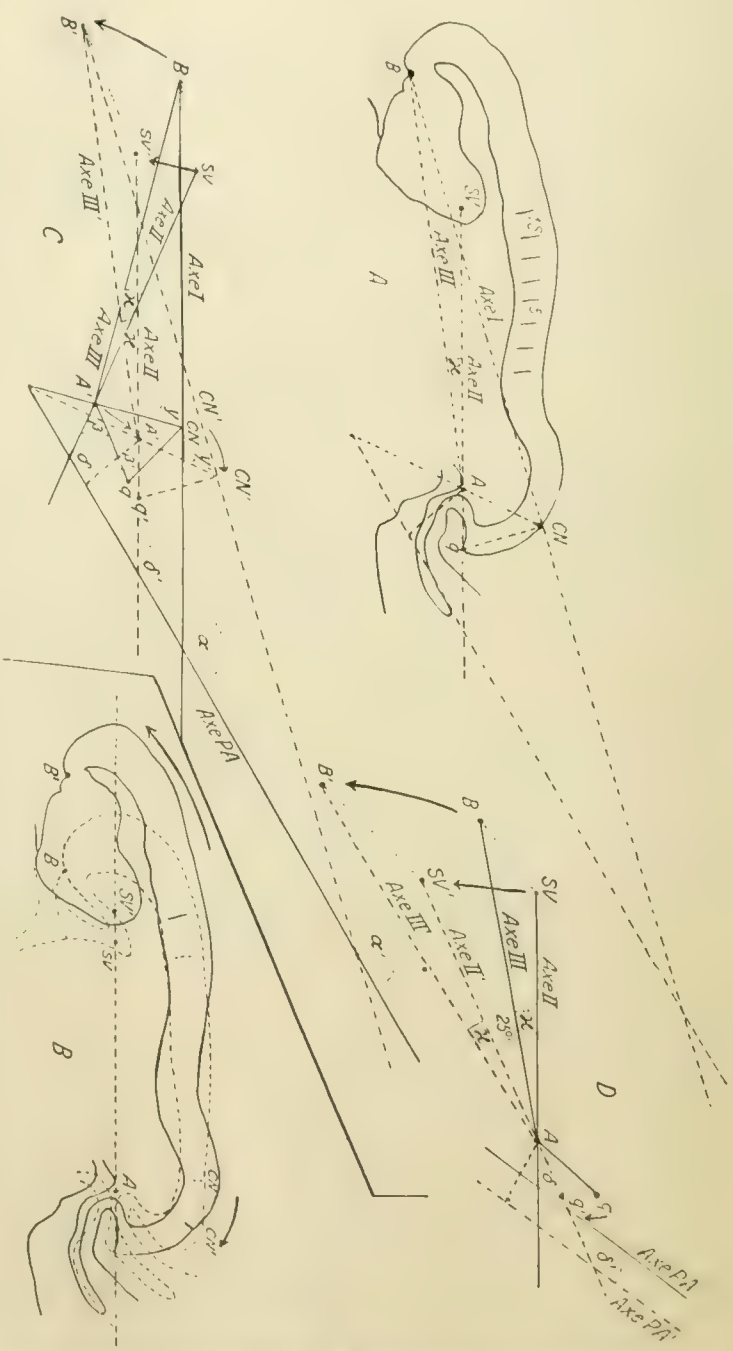

Fig. 8. — Comparaison des embryons Eternod Du. Ga. et Krömer Klb.

Fig. *A*. — Embryon Eternod Du. Ga.; axes. Fig. *B*. — Les deux embryons superposés: —— Embryon Eternod Du Ga. ---- Embryon Krömer Klb. Fig. *C*. — Premier graphique angulaire: l'axe du pédicule abdominal (axe *P A*) considéré comme axe fixe. Fig. *D*. — Second graphique angulaire: le point allantoïdien (*A*) considéré comme point fixe. —— Axes, etc. de l'embryon Krömer Klb. ---- Axes, etc. de l'embryon Eternod Du. Ga.

$\alpha = 151°$; $\alpha' = 165°$; $\alpha < \alpha'$. $\delta = 125°$; $\delta' = 150°$; $\delta < \delta'$.
$\beta = 44°$; $\beta' = 50°$; $\beta < \beta'$. (?) $\varepsilon = 130°$; $\varepsilon' = 180°$; $\varepsilon < \varepsilon'$.
$\gamma = 75°$; $\gamma' = 50°$; $\gamma > \gamma'$. $\varkappa = 10°$; $\varkappa' = 7°$; $\varkappa > \varkappa'$. (?)
Angle *S V*. *A. SV'* (mouvement de bascule) = 25°. *q* extrémité de la partie caudale.

sellure dorsale a eu pour résultat de ralentir les processus de modelage, les mouvements d'enroulement de la tête et de la queue, qui avaient commencé auparavant;

4. enfin, que la bascule de l'embryon, dans le sens ventral, s'est continuée normalement (angles α et δ).

Embryon Mall 391 *Dandy*. Long. 2 mm., avortement artificiel.

Cet embryon est un peu plus jeune que le précédent. La gouttière neurale est encore ouverte sur toute sa longueur; 7 somites seulement sont dessinés. Au niveau des segments primordiaux, l'embryon MALL 391 présente une ensellure dorsale très accentuée, mais sans brisure véritable (fig. 9). De l'aveu de l'auteur, cette concavité a été exagérée «post mortem», ainsi que le démontre la comparaison d'un croquis fait avant l'enrobement avec les reconstructions définitives. DANDY (6) évalue l'accentuation de courbure à 15 ° env. La courbure, qui représenterait l'ensellure naturelle, est encore trop considérable pour être entièrement normale; n'a-t-elle pas été déjà exagérée par l'avortement artificiel? C'est la question qui se pose.

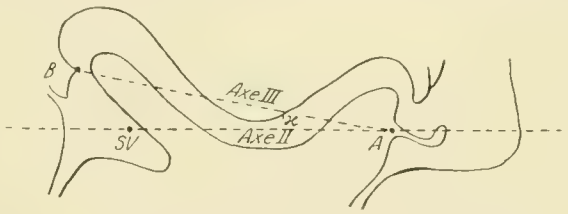

Fig. 9. — Embryon MALL 391-DANDY (d'après un dessin de DANDY). Ensellure dorsale trop forte; inversion dans la position des axes: l'axe III est dorsal par rapport à l'axe II (comme chez l'embryon ETERNOD-VUILL.), tandis qu'il est ventral chez les embryons KRÖMER Klb. et ETERNOD DU. GA.
$z = -10°$.

Nous n'avons pas de points de repères suffisants, pour discuter la question et la trancher; quoique, la comparaison avec les embryons KRÖMER et ETERNOD DU. GA., nous engage à douter sérieusement du caractère normal d'un tel embryon et d'une telle ensellure. Bien plus, les positions respectives, du point buccal (B) et du sinus veineux ($S\ V$), semblent indiquer un défaut de flexion de l'extrémité céphalique; défaut, qui a maintenu et même exagéré les relations primitives des axes II et III et conservé à l'angle z sa valeur négative (fig. 9); défaut, que nous retrouverons à divers degrés chez les embryons de la deuxième série, fléchis en double C.

Embryon Unger, *NT.* 4. Long. 1,6 mm., œuf abortif.

KEIBEL signale sous ce nom, dans ses Normentafeln, un embryon de 9 somites présentant une flexion dorsale très nette. L'absence de croquis et de renseignements précis nous empêche de décider, s'il s'agit d'une ensellure plus ou moins normale, ou plus ou moins exagérée accidentellement, ou d'une malformation semblable à celle que nous étudierons dans notre seconde série d'embryons.

KEIBEL considère, du reste, cet embryon comme déformé ainsi que tous les embryons ayant une ensellure dorsale.

Embryon Pfannenstiel III, *NT.* 6. Long. 2,60 mm., œuf chirurgical (hystérectomie).

Le canal neural est fermé sur sa plus grande longueur, le neuropore céphа-

lique s'étend au delà des vésicules optiques; le neuropore caudal jusqu'au niveau de la dernière paire de somites délimités. 13 paires de somites sont distinctes. L'enroulement de la tête autour du cœur est très net; l'embryon présente une

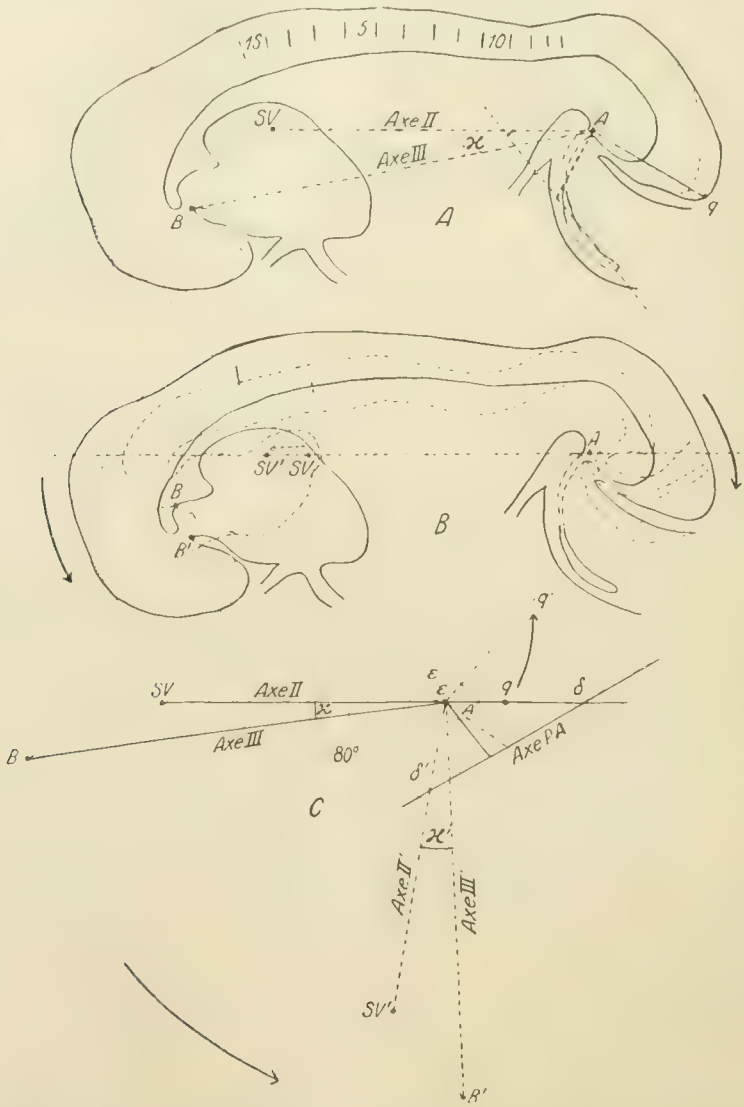

Fig. 10. — Comparaison des embryons Pfannenstiel III NT. 6 et Eternod Du. Ga. Fig. *A*. — Embryon Pfannenstiel III (d'après les reconstructions de Low); en pointillé ..... le contour de la tête d'après la reconstruction de Grosser (nous verrons plus loin [fig. 19] que ce tracé doit être regardé comme seul normal). Fig. *B*. — Les deux embryons superposés: —— embryon Pfannenstiel III (..... la tête d'après Grosser), ---- embryon Eternod Du Ga. Fig. *C*. — Graphique angulaire des deux embryons: —— Axes, etc. de l'embryon Eternod Du. Ga. ---- Axes, etc. de l'embryon Pfannenstiel III.

$\delta = 150°$; $\delta' = 230°$; $\delta < \delta'$.
$\varepsilon = 180°$; $\varepsilon' = 210°$; $\varepsilon < \varepsilon'$.
$\varkappa = 7°$; $\varkappa' = 12°$; $\varkappa < \varkappa'$.
Angle *S V*, A. *S V'* (mouvement de bascule) = 80°.

courbure nucale très prononcée; l'extrémité céphalique s'avance sur la face ventrale de la voussure cardiaque jusqu'en face du 1er segment primordial (*I S*). Le stomeum (*B*) est profondément creusé. Le cœur est déjà fortement fléchi en forme de *S*; le sinus veineux (*S V*) est situé au niveau de la 2e paire de somites, tandis que le ventricule s'étend jusqu'à la 4e paire. Deux fentes branchiales sont visibles extérieurement; trois poches entodermiennes sont dessinées au pharynx. L'enroulement de la queue et la flexion du pédicule abdominal sont très accentués; le modelage de la queue s'est accompagné d'un redressement de la région de la ligne primitive, dont les traces sont maintenant localisées entièrement sur la face ventrale. Le pédicule vitellin, rétréci, s'étend de la 4e à la 9e paires de somites; la vésicule ombilicale est dirigée obliquement dans le sens ventral et caudal (fig. 10 *A*).

Keibel (26) critique, et avec raison, la courbure nucale de cet embryon qu'il considère comme trop forte pour être normale. Grosser (14), dans son étude du pharynx, donne une nouvelle reconstruction de la tête de l'embryon Pfannenstiel III, qui paraît être plus juste que l'ancien modèle de Low (fig. 10 *A*). Il ne semble donc pas qu'il y ait de déformation réelle de l'embryon, mais une simple erreur de modelage.

Nous n'osons pas en dire autant de la queue dont le volume et la forme ne cadrent aucunement avec ceux des stades voisins, nous reviendrons sur ces détails dans la discussion générale (p. 38).

La comparaison de l'embryon Pfannenstiel III avec les précédents souligne les faits suivants (fig. 10 *B*):

1. L'ensellure dorsale de l'embryon Eternod Du. Ga. est presque effacée; on la retrouve, atténuée, au niveau des 11e à 12e paires de somites; elle a donc reculé, dans un mouvement parallèle à la fermeture du neuropore caudal;

2. l'enroulement de la tête s'est continué dans le même mouvement, entraînant, du côté céphalique, les organes dorsaux, de telle sorte que la 1e paire de somites (*I S*) est maintenant au dessus du cœur, en avant du sinus veineux (*S V*);

3. la flexion et la torsion du cœur se sont effectués parallèlement au modelage de la tête, en s'appuyant sur le sinus veineux, comme sur une sorte de point fixe; en effet, la distance séparant celui-ci (*S V*) de l'origine de l'allantoïde (*A*) n'a que peu varié;

4. le modelage de la queue s'est poursuivi par deux processus dépendant l'un et l'autre de l'inégalité de croissance du dos et du ventre: l'enroulement, déjà commencé auparavant, et le redressement de la région de la ligne primitive;

5. ces divers modelages régionaux se sont combinés avec une flexion générale de tout le corps de l'embryon, dans le sens ventral; chez l'embryon Eternod Du. Ga. la queue se trouve dans le prolongement de la ligne unissant le sinus veineux (*S V*) à l'origine de l'allantoïde (*A*), axe II; dans l'embryon Pfannen-

STIEL III, la queue forme avec cette même ligne un angle obtus ouvert du côté ventral (angle ε);

6. le mouvement de bascule de l'embryon, dans le sens ventral, s'est fortement accentué, contrebalancé en partie par la flexion et la torsion du pédicule abdominal; l'axe II de l'embryon fait maintenant un angle de 230° avec le pédicule abdominal, tandis que ce même angle était de 125 chez l'embryon KRÖMER et de 150° chez l'embryon ETERNOD DU. GA. (angle δ).

Embryon Kollmann (*Bulle*), *NT.* 5. Long. 2,50 mm., œuf abortif.

L'embryon KOLLMANN possède 13 à 14 paires de somites, comme l'embryon PFANNENSTIEL III, NT. 6; il est cependant un peu moins développé (fig. 11). En effet, la fermeture du canal neural est moins avancée; elle ne s'étend encore que de la 7e à la 14e protovertèbre; de plus, le dos est nettement creusé à ce même niveau. Le cœur, fortement enroulé en S, est encore situé en entier

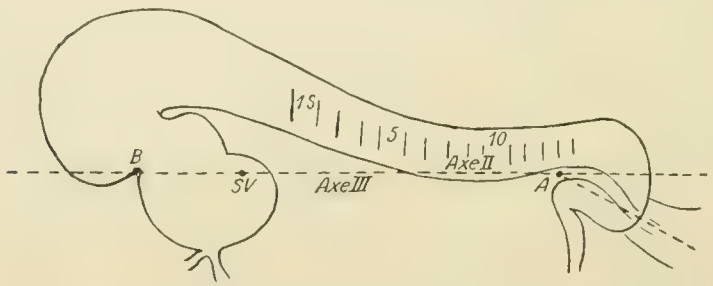

Fig. 11. — Embryon KOLLMANN (Bulle) NT. 5 (d'après un dessin de KOLLMANN); superposition des axes II et III.

$\varkappa = 0°$ (?).

en avant de la 1e paire de somites (*I S*); il est surmonté par la tête; mais celle-ci est à peine enroulée sur lui. Il n'y a pas de fentes branchiales. La flexion de la queue est encore plus faible que celle de la tête; l'allantoïde paraît prolonger directement le mésentéron, dans le sens caudal (Lehrbuch [29]: fig. 119, p. 198).

Le pédicule vitellin, encore très large, va de la 1e à la 13e paire de somites, c'est-à-dire du cœur à l'origine de l'allantoïde (*A*); la direction de la vésicule ombilicale est ventrale et légèrement oblique dans le sens caudal.

Ainsi, dans son ensemble, l'embryon BULLE offre un type distinct, aussi bien de l'embryon ETERNOD DU. GA. que de l'embryon PFANNENSTIEL III, dont il ne constitue pas réellement le stade intermédiaire.

En effet, d'une part, la segmentation du mésoderme (13—14 somites) et la flexion du cœur en S le placent immédiatement à côté de l'embryon PFANNENSTIEL III; d'autre part, la position relative du cœur, l'extension du pédicule vitellin et le faible enroulement de la tête le rapprochent de l'embryon ETERNOD DU. GA.

De l'embryon FRASSI à l'embryon KRÖMER, le modelage s'est effectué par une série de mouvements continus, dont les plus importants sont la flexion

de la tête et de la queue et la culbute ventrale du corps tout entier. Chez l'embryon ETERNOD DU. GA., la fermeture du canal neural a provoqué la formation d'une ensellure dorsale et ralenti les flexions céphalique et caudale. Au stade suivant (embryon PFANNENSTIEL III), l'ensellure dorsale s'est effacée et les mouvements d'enroulement, primitifs, se sont accélérés.

L'embryon BULLE, par contre, ne s'intercale pas dans cette chaîne continue; il y a un sursaut dans le modelage. Cette déviation est caractérisée:

1. par le défaut de flexion de la tête et la persistance de la position céphalique du cœur, qui lui est liée (superposition des axes II et III);

2. par le défaut de fermeture de l'anneau omphalo-vitellin.

Ces deux faits semblent être en corrélation; et le pédicule vitellin, resté trop large, pourrait bien être la cause de l'arrêt du mouvement d'enroulement de la région céphalique et cardiaque; à moins qu'il ne faille incriminer un artifice de préparation, qui aurait à la fois déroulé l'embryon et creusé son dos. Cependant, le fait, que la distance entre le sinus veineux (*S V*) et l'origine de l'allantoïde (*A*) est exactement la même que dans l'embryon PFANNENSTIEL III et les stades précédents, est difficilement conciliable avec un redressement artificiel de l'embryon BULLE, au cours des nombreuses manipulations qu'il a subies. De plus, les accidents de préparation, que nous avons pu déterminer et calculer chez les embryons KRÖMER et ETERNOD DU. GA., par exemple, étaient l'exagération d'un mouvement normal, au niveau d'un «locus minoris resistentiae», tandis que chez l'embryon KOLLMANN (BULLE) il faudrait admettre une inversion totale entre l'action modelante normale et l'action déformante accidentelle. Enfin, la largeur du pédicule vitellin ne saurait être artificielle.

Les rapports organiques de la queue et spécialement ceux de l'allantoïde sont très exceptionnels; ils ne correspondent à aucun des autres embryons humains décrits et ils ne sauraient, non plus, être expliqués par un simple artifice.

Aucun graphique ne nous a permis de rendre à l'embryon KOLLMANN une allure normale, ce qui aurait, semble-t-il, été possible à la suite d'un simple accident de préparation.

Ces divers faits nous obligent à considérer l'embryon BULLE comme anormal ou tout ou moins comme fortement douteux. Il n'obéit, en effet, nullement à cette loi de continuité dans le mouvement, qui paraît être la critère de la normalité du modelage.

Embryon Meyer 300, *NT.* 7. Long. 2,50 mm., œuf chirurgical.

Cet embryon possède 23 somites; le canal neural est presque complètement fermé; le neuropore caudal est encore visible, au delà des derniers somites délimités. L'enroulement de la tête, autour du cœur, est telle que l'extrémité céphalique se trouve maintenant au niveau de la 3e paire de somites (fig. 12 *A*). Le stomeum (*B*), étroit et profond, communique directement avec l'intestin céphalique, par suite de la déchirure du voile pharyngien primitif. Le cœur,

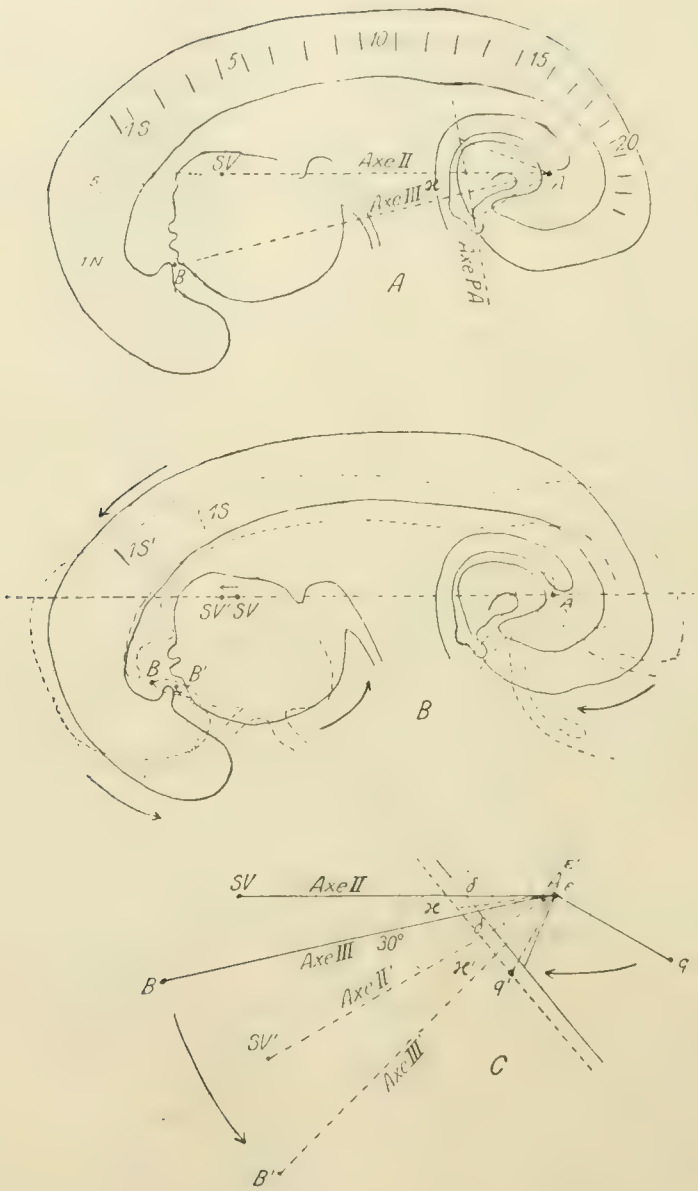

Fig. 12. — Comparaison des embryons Meyer 300 NT. 7 et Pfannenstiel III NT. 6. Fig. *A*. — Embryon Meyer 300 (d'après les reconstructions de Thompson). *I N* premier neuromère. Fig. *B*. — Les deux embryons superposés: —— Embryon Meyer 300. ---- Embryon Pfannenstiel III (..... la tête d'après Grosser). Fig. *C*. — Graphique angulaire des deux embryons: —— Axes etc. de l'embryon Pfannenstiel III. ---- Axes etc. de l'embryon Meyer 300.

$\delta = 230°$; $\delta' = 260°$; $\delta < \delta'$.
$\varepsilon = 210°$; $\varepsilon' = 330°$; $\varepsilon < \varepsilon'$.
$\varkappa = 12°$; $\varkappa' = 14°$; $\varkappa < \varkappa'$.

Angle *S V*, A. *SV'* (mouvement de bascule) = 30°.

complètement recourbé en S, s'étend de la 3e à la 8e paire de somites; le sinus veineux (*S V*) correspond à la 4e. Quatre fentes branchiales sont creusées dans l'ectoderme (il y a quatre poches entodermiennes).

L'enroulement de la queue est très serré, de telle sorte que le canal allantoïdien et le pédicule abdominal se dirigent à leur origine dans le sens dorsal et dessinent un large arc de cercle, pour se prolonger, du côté caudal, vers le chorion. Le pédicule vitellin est très étroit; il correspond au 9e, 10e, 11e paires de somites; la vésicule ombilicale est dirigée obliquement dans le sens ventral et caudal.

La comparaison des embryons Pfannenstiel III et Meyer 300 démontre (fig. 12 *B*):

1. que l'ensellure dorsale s'est complètement effacée, en même temps que la flexion générale du corps de l'embryon s'est accentuée; la courbure dorsale dessine, avec les enroulements de la tête et de la queue, la torsion spirale caractéristique des stades suivants;

2. que l'allongement dorsal et l'enroulement de la tête ont été accompagnés, comme précédemment, d'un glissement des organes dorsaux (somites, canal neural, neuromères) et du pharynx vers l'extrémité céphalique; ce glissement a entraîné la 1e paire de somites en avant du cœur et changé, par conséquent, la position relative de celui-ci;

3. que le cœur n'a pas été, en réalité, déplacé dans le sens caudal; la distance, qui sépare le sinus veineux (*S V*) de l'orifice du canal allantoïdien (*A*) est presque la même dans les deux embryons: le cœur a achevé sa flexion en S, en maintenant le sinus veineux comme point fixe; la tête s'est enroulée autour du cœur;

4. que l'enroulement de la queue s'est resserré (angle ε), autour de l'orifice de l'allantoïde (*A*) dans le cloaque, qui a servi de centre de pivotement;

5. que le mouvement de bascule du corps de l'embryon, dirigé dans le sens ventral et commencé au stade précédent, s'est presque achevé; le pédicule abdominal décrit un demi-cercle complet, autour de la région caudale; l'axe du corps du l'embryon (axe II) et la direction moyenne du pédicule abdominal font un angle de 260° env. (angle δ).

Embryon Wolff II, NT. 8. Long. 3,7 mm., œuf abortif.

Cet embryon, de 23 somites, représente un stade très voisin de celui de l'embryon Meyer 300. Cependant, sa torsion spirale est beaucoup plus prononcée, surtout au niveau de la partie caudale, tandis que sa courbure dorsale a une allure particulière, qui le distingue nettement des autres embryons (fig. 13). La région céphalique est relativement peu enroulée, mais fléchie brusquement sur le cœur, au niveau du sinus veineux (*S V*). Les somites ne sont malheureusement pas marqués sur le dessin des Normentafeln de Keibel. D'après les rapports du cœur avec les neuromères et les organes de la tête, ce dernier semble occuper une position beaucoup plus céphalique que chez l'embryon Meyer 300; la région des neuromères est, il est vrai, très étendue. La partie moyenne

du corps présente un dos légèrement creusé, au niveau du pédicule vitellin; celui-ci est déjà passablement rétréci et dirigé obliquement dans le sens ventral et légèrement céphalique; tandis que dans l'embryon MEYER 300 le dos est régulièrement arrondi et la vésicule ombilicale dirigée franchement dans le sens ventral et même un peu caudal. Enfin, la queue est moins fléchie dans

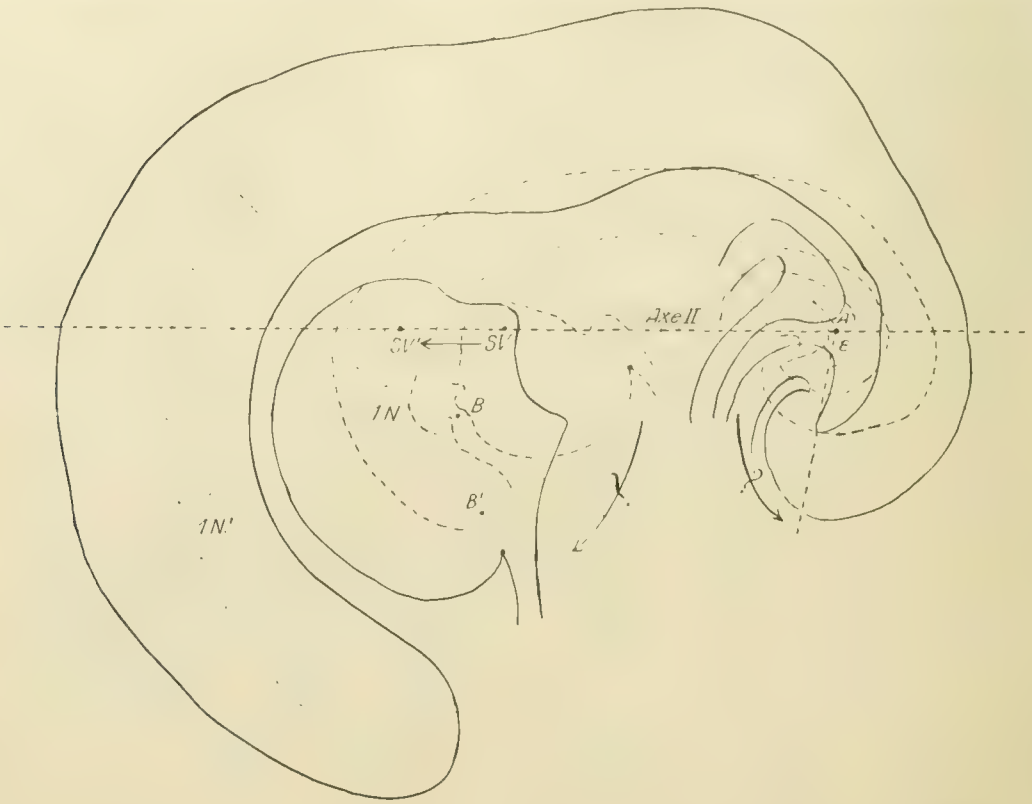

Fig. 13. — Comparaison des embryons WOLFF II NT. 8, MEYER 300 NT. 7 et BROMAN NT. 11 (superposition): —— Embryon WOLFF II (d'après un dessin de KEIBEL, Normentafeln). ---- Embryon MEYER 300. ..... Embryon BROMAN (d'après un dessin de BROMAN). *I N* premier neuromère; angle ε (embryon WOLFF II) = 280°.

le sens ventral que celle de l'embryon MEYER, mais elle est violemment tordue en spirale, de gauche à droite.

Ainsi, l'embryon WOLFF II ne s'insère pas exactement à côté de l'embryon MEYER 300. D'autre part, la comparaison avec l'embryon BROMAN, dont il se rapproche par ses dimensions (fig. 13), démontre des différences plus grandes encore.

En somme, l'embryon WOLFF II ne répond pas à cette continuité dans le modelage de la forme, que nous avons prise comme critère de normalité. Il se distingue par trois points surtout (fig. 13):

1. le défaut de flexion de la tête et du cœur;

2. le défaut de flexion de la queue;

3. sa grandeur extraordinaire, bien supérieure à celle des embryons des stades correspondants.

L'embryon Wolff II nous paraît, donc, franchement douteux; nous le considérons comme un véritable cas de *gigantisme embryonnaire*, compliqué d'un léger degré d'arrêt de développement.

Embryon His M. IV (NT. V).[1] Long. 2,60 mm., œuf abortif.

L'embryon His M se rapproche organiquement de l'embryon Meyer 300; il s'en distingue, cependant, par les rapports de ses organes et par son modelage général (fig. 14).

La courbure dorsale est à peu près la même, mais ses composants sont

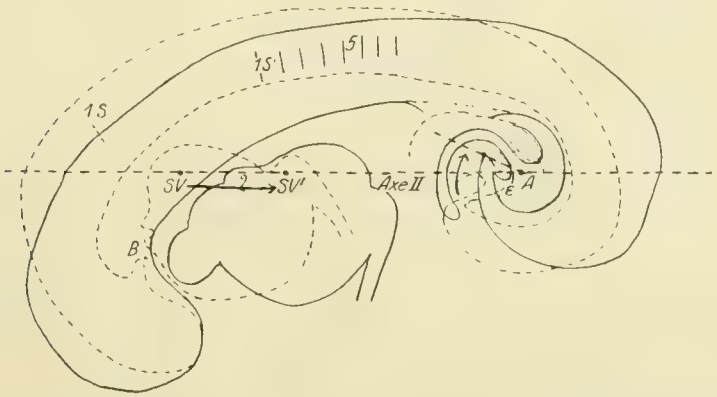

Fig. 14. — Comparaison des embryons His M. (NT. de His No. V) et Meyer 300 NT. 7. —— Embryon His M (d'après un dessin de His). ---- Embryon Meyer 300. Angle ε (embryon His M) = 385°.

différents; la tête est en réalité fort peu fléchie. Le cœur occupe encore une position très céphalique; il s'étend du stomeum (*B*) à la 2e paire de somites; le sinus veineux (*S V*) correspond à la 1e protovertèbre (*I S*). Ce sont là les rapports des embryons les plus jeunes; en effet, chez l'embryon Pfannenstiel III, le sinus veineux correspond déjà au 2e segment primordial et chez l'embryon Meyer 300, le cœur est tout entier en deçà des premières protovertèbres, de plus, chez l'embryon His M la distance séparant le sinus veineux (*S V*) de l'origine de l'allantoïde (*A*) est presque de $^1/_3$ plus courte que chez les deux autres embryons.

Enfin, chez l'embryon His M, la tête surmonte à peine la voussure cardiaque, du côté ventral; il y a donc défaut d'enroulement céphalique; les organes se sont modelés indépendamment, sans acquérir les rapports correspondant à leur degré d'évolution.

[1] NT.: Normentafeln de His (16).

Du côté caudal, au contraire, la flexion est exagérée, et la queue est plus fortement enroulée, que chez l'embryon MEYER 300: l'angle ε égale 385°, au lieu de 330° chez l'embryon MEYER 300; il en résulte que le pédicule vitellin paraît plus rétréci, qu'il ne l'est en réalité; il correspond, en effet, aux 7es à 12es paires de somites, tandis que, chez l'embryon MEYER 300, il s'étend des 9es à 11es protovertèbres. Ajoutons, que le tube digestif présente, à ce même niveau, une flexion dorsale, qui n'existe pas chez les embryons des stades correspondants.

Ces divergences nous font ranger à l'opinion de KEIBEL (26), qui regarde l'embryon HIS M, NT. V comme fortement douteux. En effet, comme l'embryon WOLFF II, son voisin, il n'obéit pas à cette continuité dans le modelage, qui est la révélation du développement normal. Tous deux sont aberrants, mais dans des sens un peu différents; chez tous deux, l'enroulement céphalique est diminué, mais la conséquence en a été directement opposée: chez l'embryon WOLFF II, le diamètre dorso-ventral a été augmenté et la courbure dorsale modifiée; chez l'embryon HIS M, cette courbure dorsale est respectée, en apparence, mais les rapports organiques dorsaux sont restés primitifs, tandis qu'il se produisait un rapprochement des organes ventraux, réduisant la distance qui sépare l'allantoïde du sinus veineux (fig. 14).

Ce sont là des variations qui paraissent bien au dessus de simples possibilités de variations individuelles, au cours d'un développement complètement normal.

Embryon Broman, NT. 11. Long. 3 mm.

L'embryon BROMAN est déjà très avancé dans son modelage externe. Son enroulement général est resserré à tel point que la ligne du dos est plus ou moins inscrite dans un cercle (fig. 15 *A*).

La tête est fortement fléchie sur le cœur, qu'elle recouvre plus qu'à moitié; on reconnaît nettement les bourgeons de la face et quatre fentes branchiales. Le cœur, complètement recourbé en S, occupe toute la région comprise entre le stomeum (*B*) et le pédicule vitellin. La flexion de la queue est très brusque; le pédicule abdominal est fortement arqué. Le pédicule vitellin est très rétréci; il est accolé immédiatement au pédicule abdominal. Les ébauches des membres sont déjà très nettement formées.

La comparaison avec l'embryon MEYER 300 montre (fig. 15 *B*):

1. que l'embryon BROMAN a subi une croissance totale de son corps;

2. que la courbure du dos s'est resserrée, et a passé, en partie, de l'ellipse au cercle; ce resserrement paraît avoir été causé à la fois par l'allongement dorsal prépondérant et par l'augmentation du diamètre dorso-ventral du cœur, qui a soulevé le pharynx et le système nerveux. La distance qui sépare le sinus veineux (*S V*) de l'orifice allantoïdien a été de ce même fait agrandie de $^1/_4$ env.;

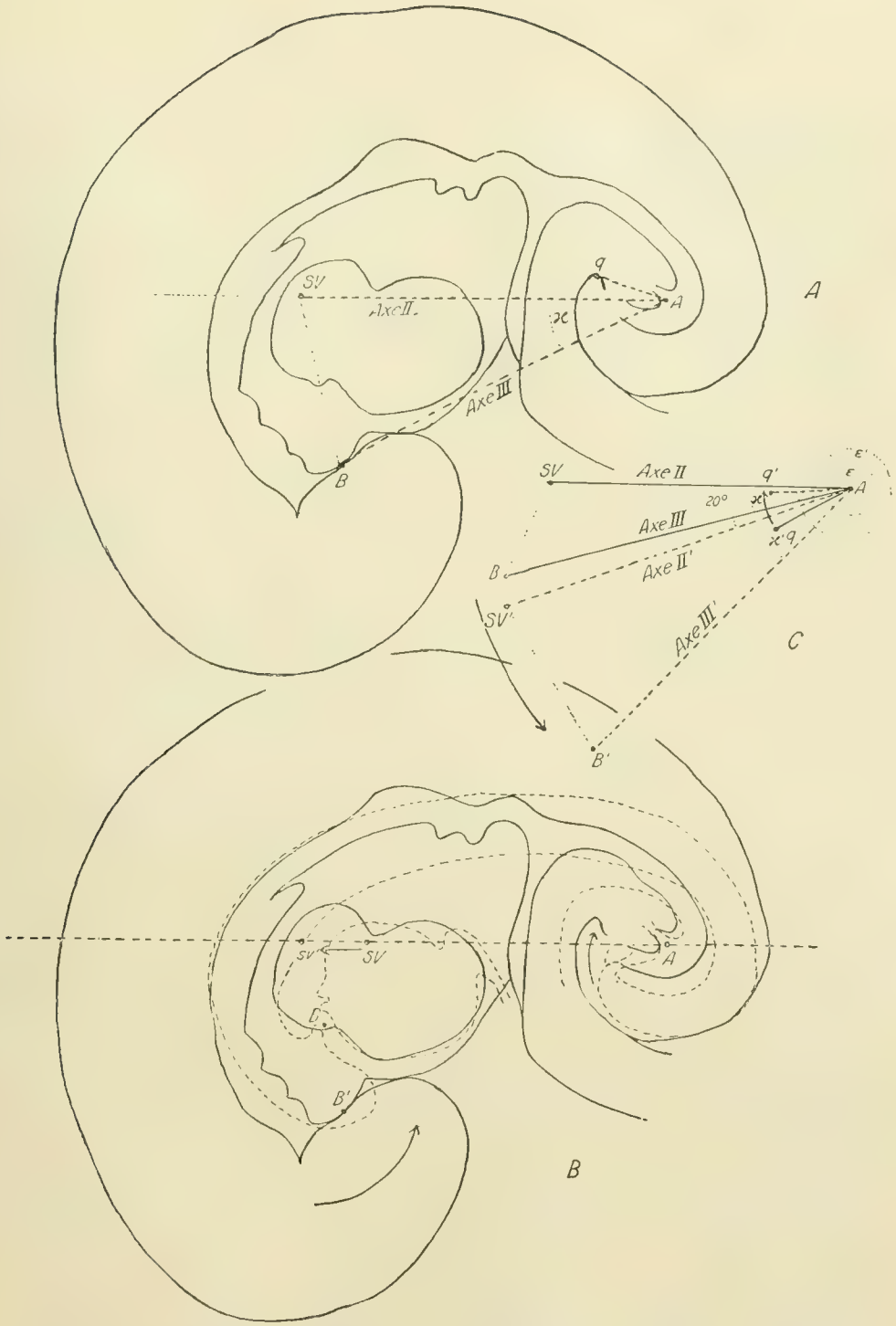

Fig. 15. — Comparaison des embryons BROMAN NT. 11 et MEYER 300 NT. 7.
Fig. *A*. — Embryon BROMAN (d'après un dessin de BROMAN). Fig. *B*. — Les deux embryons superposés: —— Embryon BROMAN. ---- Embryon MEYER 300. Fig. *C*. — Graphique angulaire des deux embryons: —— Axes, etc. de l'embryon MEYER 300. ---- Axes, etc. de l'embryon BROMAN.

$\varepsilon = 330°$; $\varepsilon' = 375°$; $\varepsilon < \varepsilon'$.

$\varkappa = 14°$; $\varkappa' = 26°$; $\varkappa < \varkappa'$.

Angle *S V*, A. *SV'* (mouvement de bascule) = 20°.

3. que le glissement dans le sens céphalique, de toute la région dorsale s'est continué, parallèlement à l'enroulement de la tête;

4. que l'enroulement de la queue et la flexion du corps de l'embryon dans le sens ventral, ont augmenté à tel point que l'angle ε, compris entre l'axe du corps (axe II) et celui de la queue, mesure 375°; ce qui représente, en y ajoutant l'enroulement de la tête, une torsion spirale de $1\,^1/_4$ tour de spire env.;

5. enfin, que le mouvement de bascule générale de l'embryon, dans le sens ventral, s'est achevé, en même temps que la flexion et la torsion du pédicule abdominal se resserrait; l'angle formé par l'axe du corps et la direction moyenne du pédicule abdominal est de 280° (angle δ).

Embryon His Lr. (LXVII) NT. VI. Long. 4,8 mm., œuf abortif.

L'embryon His Lr. appartient à un stade un peu antérieur à celui de l'embryon Broman; il s'en distingue cependant par sa forme générale (fig. 16): tandis que l'embryon Broman est complètement enroulé en spirale, l'embryon His Lr. ne présente qu'une légère courbure ventrale, décomposable en une série de flexions successives. La tête est brusquement fléchie au niveau du stomeum (courbure apicale) et un peu moins brusquement au niveau de la 3e paire de somites (courbure nucale). Le dos est légèrement creusé au dessus des 11es et 12es segments primordiaux. La queue, enfin, est nettement enroulée dans le sens ventral.

Par suite du défaut d'enroulement de la tête, le stomeum s'ouvre largement sur la face ventrale et la voussure cardiaque est entièrement découverte. Quatre fentes branchiales sont visibles. Le cœur, fléchi en S, va de la 3e à la 9e protovertèbre; le sinus veineux (*S V*) correspond à la 6e. Le pédicule vitellin, relativement large, s'étend encore des 10es aux 13es somites. La vésicule ombilicale est dirigée dans le sens ventral et un peu céphalique. La région caudale, enroulée, est tordue sur la gauche du pédicule abdominal, recourbé en arrière.

La comparaison de l'embryon His Lr. avec son voisin, l'embryon Broman, dévoile de grosses divergences dans les rapports organiques; divergences, qui paraissent en relation intime avec son manque de flexion ventrale (fig. 16).

Dans la région céphalique, au lieu d'une courbure régulière, il y a une série de flexions, plus ou moins brusques, qui ne compensent pas complètement l'enroulement; en effet, chez l'embryon Broman, la tête recouvre la moitié du cœur, tandis que chez l'embryon His Lr., celui-ci et le stomeum sont directement visibles. Le cœur est beaucoup plus resserré sur lui-même dans l'embryon His Lr. que dans l'embryon Broman; son diamètre céphalo-caudal est plus court, tandis que les diamètres dorso-ventraux sont à peu près égaux. Le pharynx est régulièrement recourbé et aplati dans le sens dorso-ventral, chez l'embryon Broman; il est presque rectiligne, de direction oblique et très large, dans l'embryon His Lr. Enfin, l'enroulement caudal de l'embryon His Lr. est beaucoup moins resserré que celui de l'embryon Broman.

Remarquons, qu'au total l'enroulement de l'embryon His Lr. est moindre que celui de l'embryon His M, que nous avons classé comme douteux.

Ces diverses caractéristiques: défaut d'enroulement général, flexions brusques de la tête, déformation de la région du cœur, nous font regarder l'embryon His Lr. comme douteux aussi; il ne s'insère pas dans la série des embryons que nous avons jugés normaux.

Il ne nous paraît pas possible, de ne voir en lui qu'un redressement plus ou moins artificiel, chez un embryon ramolli et abortif: les faits se contredisent:

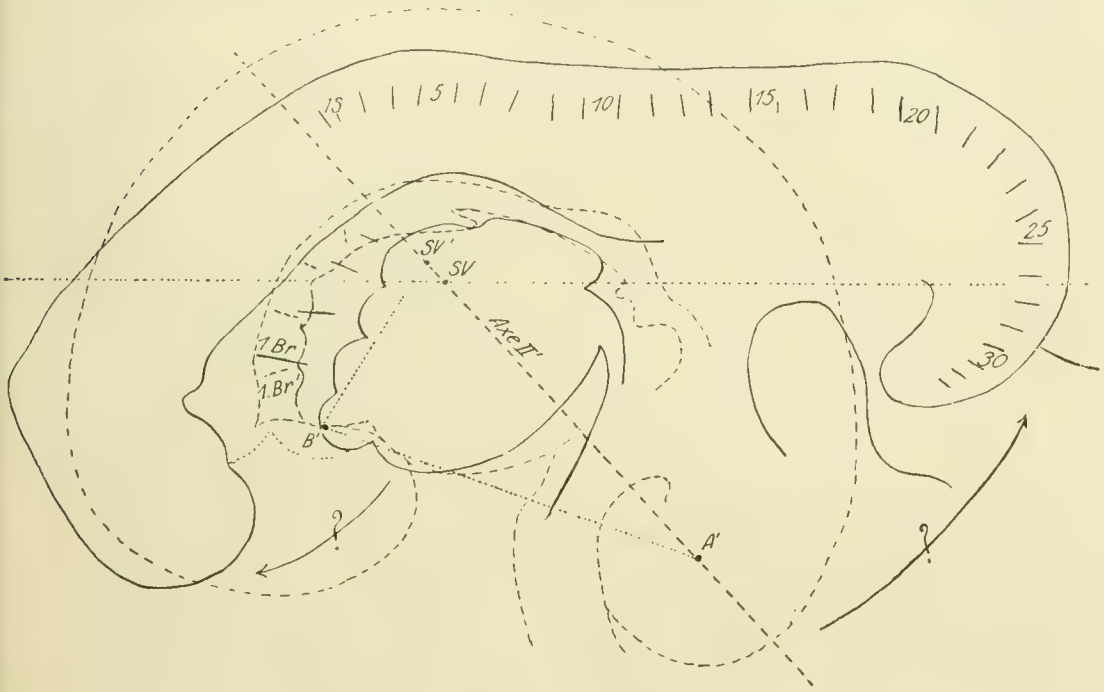

Fig. 16. — Comparaison par superposition des embryons His Lr. et Broman.
—— Embryon His Lr. (d'après les reconstructions de His). ---- Embryon Broman. Défaut d'enroulement de l'embryon His Lr., empêchant la superposition des axes.

d'une part, la tête est défléchie, d'autre part, le cœur est resserré. Il y a anomalie véritable; c'est du reste l'opinion que défend aussi Keibel dans ses Normentafeln.

Embryons NT. 13 à NT. 28, etc.

Nous résumerons en un seul paragraphe tout un groupe d'embryons plus âgés, caractérisés par un modelage extérieur plus complet, mais de même stade ou peu s'en faut. Ce sont les embryons (fig. 26 à 31):

NT. 13	Ingalls	Long. 4,90 mm.	35 somites
NT. 18	Keibel 112	Long. 5,50 mm.	36 somites
NT. 18	Meyer 318	Long. 5,00 mm.	35 somites
—	His *α*	Long. 4,00 mm.	35 somites
—	His R	Long. 5,50 mm.	35 somites

NT. 19	Becker	Long. 7,30 mm.	—
NT. 22	Keibel-Piper	Long. 6,80 mm.	39 somites
NT. 23	Keibel (homo sapiens forensis)	Long. 6,50 mm.	36 somites
NT. 24	Leyding	Long. 6,50 mm.	—
NT. 25	Gaylord	Long. 6,25 mm.	—
NT. 28	Hochstetter Chr. I	Long. 7,00 mm.	—
—	Hochstetter-Braus	Long. 6,00 mm.	—

L'allure générale de ces divers embryons est semblable à celle de l'embryon Broman (fig. 17) et démontre que l'accroissement total de l'embryon a peu modifié sa courbure générale; la spire s'est plus ou moins resserrée suivant les individus, en rapprochant plus ou moins la tête de la queue; ce resserrement est dû à la continuation du mouvement de flexion et d'enroulement de la tête autour du cœur; mouvement, qui avait déjà provoqué tout le modelage céphalique des stades antérieurs. En même temps, le modelage local s'est poursuivi, les bourgeons de la face et les arcs branchiaux sont nettement dessinés; les bourgeons des membres sont déjà fortement saillants.

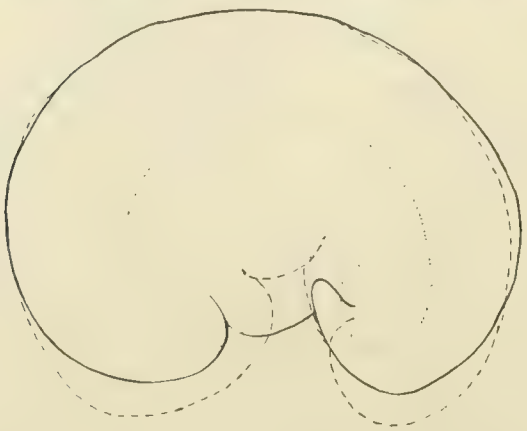

Fig. 17. — Comparaison par superposition des embryons Keibel 112 NT. 16, Meyer 318. NT. 18 et Broman NT. 11.
—— Embryon Keibel 112 (d'après un dessin de Keibel, Normentafeln). ---- Embryon Meyer 318 (d'après un dessin de Keibel, Normentafeln). .... Embryon Broman.

D'autre part, les rapports organiques de ces embryons paraissent encore à peu près les mêmes que dans l'embryon Broman, malgré que les ébauches des organes définitifs principaux se soient toutes dessinées; la distance séparant le sinus veineux (*S V*) de l'allantoïde (*A*) est cependant restée constante, tout au moins chez les embryons Ingalls et Piper, les seuls, où nous ayons pu la déterminer exactement sur les dessins des auteurs.

Quant aux détails de modelage, spéciaux à chacun des embryons de ce groupe, nous les retrouverons plus loin, à propos de la discussion générale du modelage et de la détermination de la part qui revient au type fondamental et aux variations individuelles.

L'embryon Bremer appartient à ce même groupe. Cependant, la persistance des neuropores, céphalique et caudal, encore largement ouverts, a retenti sur tout son modelage. Le dos, au lieu de dessiner une courbure régulièrement arrondie, est brusquement coudé à la nuque, tandis que la région du rhomb-

encéphale est aplatie. L'enroulement de la tête et de la queue sont plus ou moins semblables à ceux des autres embryons de ce groupe. Malgré cela, la présence de neuropores aussi larges nous font regarder cet embryon comme certainement anormal. A certains points de vue, il se rapproche d'un embryon de mouton monstrueux, que nous étudions en ce moment, caractérisé lui aussi par une large ouverture du cerveau antérieur, compliquée, en plus, de malformations des arcs branchiaux.

B. Discussion de la Première Série.

Nous avons passé en revue, dans cette première série, 32 embryons humains. L'étude de leurs rapports organiques et de leurs formes générales nous a conduit à en retenir un groupe de 13, comme étant l'expression du développement normal; ce sont, en laissant de côté les tout premiers stades, les embryons: Frassi, Eternod Vuill., Krömer, Eternod Du. Ga., Pfannenstiel III, Meyer 300, Broman, Hertwig-Ingalls, Keibel 112, Meyer 318, Piper, Gaylord et Hochstetter Chr. 1.

Encore, faut-il faire cette restriction que plusieurs embryons de ce groupe ont subi quelques déformations accidentelles, qu'il est cependant possible de corriger par une étude graphique très minutieuse. Ce sont les schémas corrigés de ces embryons déformés (Krömer, Eternod Du. Ga.), qui nous ont servi dans la détermination de nos *courbes embryotectoniques*; en effet, nous nous sommes très rapidement convaincu, que les croquis originaux étaient inutilisables dans ce but, en introduisant de trop grosses approximations dans les calculs. Ceci a été pour nous une dernière preuve décisive en faveur de l'exactitude des corrections graphiques, qu'au premier abord, on aurait pu taxer de fantaisies.

La synthèse des faits que nous a fourni l'analyse de ces embryons normaux et leur comparaison deux à deux, peut se résumer dans la série des termes suivants:

Les premiers stades du développement de l'embryon sont le résultat de deux actions plus ou moins simultanées et dépendantes: *la croissance et le modelage*. Cependant, ces deux actions sont inégales en valeur aux diverses époques; tantôt l'une, tantôt l'autre, est prépondérante dans leur association, si bien que le premier développement peut se subdiviser, à notre sens, en trois périodes:

1. *une première période de croissance*, allant des premières ébauches embryonnaires connues (embryon Peters) jusqu'à l'embryon Eternod-Vuill.;

2. *une période de modelage intensif*, allant de l'embryon Eternod-Vuill. à l'embryon Broman;

3. *une seconde période de croissance*, allant de l'embryon Broman jusqu'aux stades où un modelage nouveau apportera à l'embryon les caractères spécifiques du foetus.

Notre étude s'arrête au seuil de cette troisième période.

Première période de développement. Elle est marquée par le développement graduel d'une aire embryonnaire, sur laquelle se dessinent un sillon neural, un canal neurentérique et une ligne primitive; le tout est encore aligné dans un seul plan. Anatomiquement, cette période correspond à l'apparition des plaques organiques primordiales: plaque neurale, plaque chordale, plaques mésodermiennes,etc.

L'embryon ETERNOD-VUILL. fait la transition entre cette période et la suivante; le modelage s'y accélère et amorce les mouvements qui seront caractéristiques des stades ultérieurs.

Deuxième période de développement. Elle a pour résultat de transformer l'embryon étalé en lame, du stade ETERNOD-VUILL., en un embryon enroulé en spirale, du stade BROMAN; elle correspond au modelage des organes primordiaux et à l'apparition des ébauches de tous les grands appareils définitifs.

Cette *période de modelage intensif* est caractérisée par une série de mouvements plus ou moins simultanés et en rapport avec deux centres conjugués: l'origine de l'allantoïde (*A*) et le sinus veineux (*SV*). En effet, pendant toute cette période, à partir de l'embryon ETERNOD-VUILL. jusqu'à l'embryon MEYER 300, la distance de ces deux points (axe II de nos graphiques angulaires) varie dans des limites très étroites: la longueur de l'axe II (*A-S V*) n'a varié que de $^{3}/_{10}$, tandis que la longueur totale de l'embryon passait du simple au double. Nous verrons plus loin les facteurs de la variation de l'axe II.

De ces deux centres, le *point allantoïdien* (*A*) est le plus important; c'est le véritable pivot de tout le modelage de l'embryon; c'est autour de lui que s'exécute le mouvement de bascule de l'embryon et l'enroulement de la queue (fig. 18): or, ce sont ces deux mouvements généraux qui déterminent la valeur et l'allure des processus de modelage locaux; c'est enfin lui, qui correspond au point de suspension de l'embryon à l'extrémité du pédicule abdominal.

Les divers mouvements de modelage de l'embryon sont tous déterminés par l'allongement caudal de l'embryon, au niveau du canal neurentérique et de la ligne primitive, et sont entretenus par l'inégalité de croissance qui existe entre la partie dorsale et la partie ventrale de l'embryon.

Chacun de ces mouvements peut être analysé et détaillé en particulier.

1. *Mouvement de bascule et courbes du modelage général de l'embryon* (fig. 18, 19 et 20).

L'aire embryonnaire s'est dessinée, durant la première période, dans un plan plus ou moins parallèle à la surface choriale; elle a gardé ce parallélisme jusqu'à l'embryon ETERNOD-VUILL., malgré les soulèvements de la queue et de la tête, qui caractérisent ce stade (fig. 3).

A ce moment, la prolifération du rebord du canal neurentérique (*C N*) devient plus active; il se fait une poussée puissante qui projète la tête et le

corps en avant, tandis que par réaction, il se produit l'enroulement de la queue. Cette projection et cet enroulement décrivent deux courbes différentes que nous avons pu calculer graphiquement:

Projection céphalique de l'embryon. La tête de l'embryon, projetée par

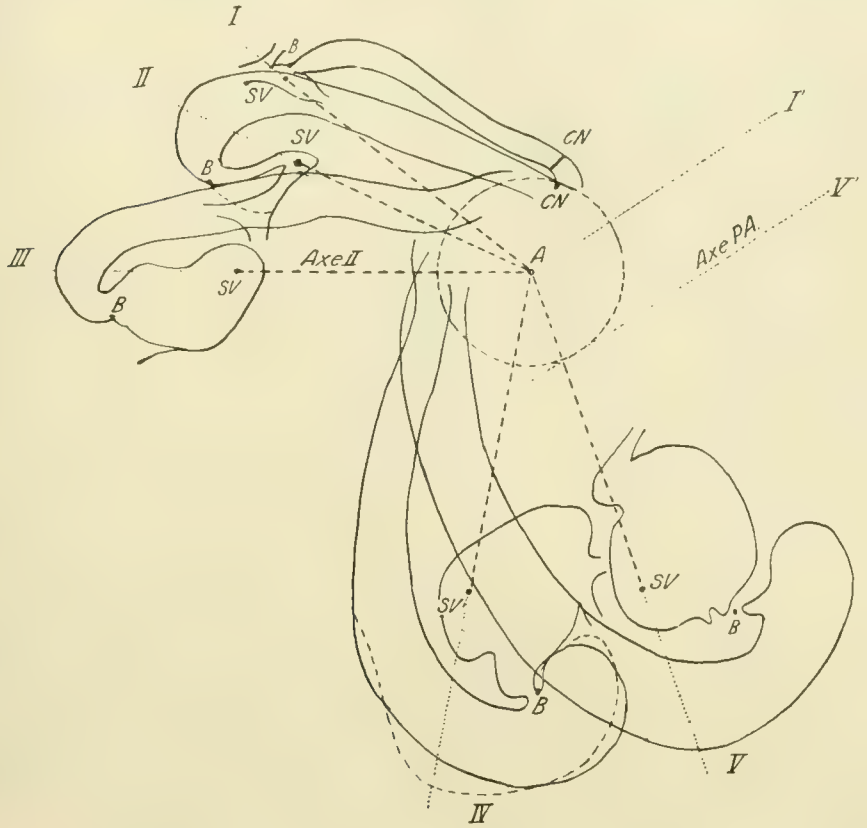

Fig. 18. — Mouvements généraux de l'embryon humain.

I. — Embryon Eternod-Vuill. Long. 1,3 mm. II. — Embryon Krömer Klb. (NT. 3). Long. 1,8 mm. III. — Embryon Eternod Du. Ga. Long. 2,1 mm. IV. — Embryon Pfannenstiel III (NT. 6). Long. 2,6 mm. *Rem.*: —— Contour de la tête d'après la reconstruction de Grosser. ---- Contour de la tête d'après la reconstruction de Low. V. — Embryon Meyer 300 (NT. 7). Long. 2,5 mm. *A* point allantoïdien (centre du cercle caudal et centre de suspension de l'embryon). *B* point buccal. — *CN* canal neurentérique. — *S V* Sinus veineux du cœur. — En pointillé ..... (*I'*, *V'*) les positions extrêmes de l'axe du pédicule abdominal (axe *P A*).

la prolifération caudale, décrit dans l'espace une première courbe, qui tend à la *parabole* et amène l'embryon dans la position représentée par le stade Eternod Du. Ga. (fig. 18 et 19, III).

Les caractéristiques et les coordonnées de cette parabole sont les suivantes (fig. 19 et 20):

l'axe II de l'embryon Eternod Du. Ga. représente l'axe des *y* (ordonnée);

la perpendiculaire élevée en son milieu, l'axe des x (abscisse) ou axe de la parabole;

la parabole part de l'extrémité caudale de l'embryon (q), passe par le *canal neurentérique* ($C\,N$), qui doit être regardé comme la véritable origine de la courbe, comme le *centre de projection*; après avoir atteint son sommet, la tra-

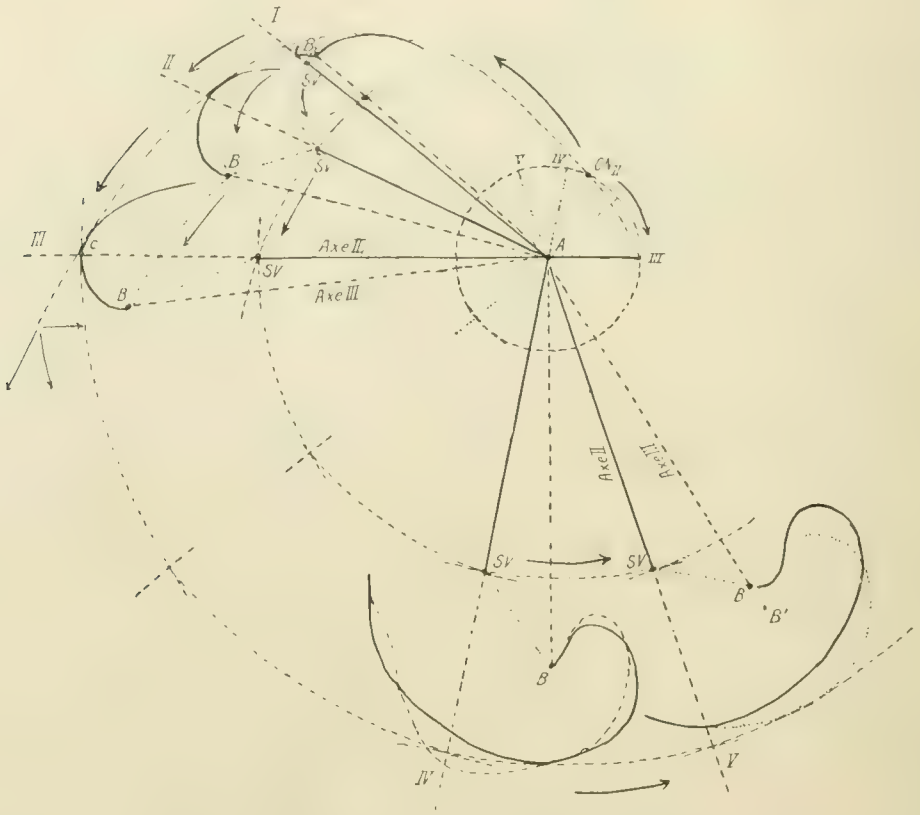

Fig. 19. — Courbes embryotectoniques générales.

I à V. — Comme dans la fig. 18 (même remarque pour IV): 1. ---- Paraboles et spires: fondamentale et du sinus veineux ($S\,V$). $C\,N_{II}$ canal neurentérique de l'embryon Krömer Klb. (II). 2. .... Parabole du stomeum (point buccal B). *Rem.:* V. — en pointillé ..... contour de la tête après correction (B' point buccal).

jectoire parabolique touche tangentiellement chacune des têtes des embryons Eternod-Vuill. (I), Krömer (II) et Eternod Du. Ga. (III).

Le paramètre (P_f) de cette parabole est égal à la distance séparant le sinus veineux ($S\,V$) du point céphalique (c) le plus distal de l'embryon Eternod Du. Ga. (III). Nous donnerons à cette longueur la valeur relative 2, en prenant comme unité le rayon caudal (R_c); le rapport entre x et y est 2,333 : 3.

Nous appellerons cette première courbe: *parabole fondamentale*

$$P_f = 2\,R_c.$$

Pendant que la tête de l'embryon décrit sa trajectoire, le modelage s'effectue; deux points sont à retenir: le sinus veineux (*S V*) et le stomeum (*B*).

Chez l'embryon Eternod-Vuill. (I) le sinus veineux (*S V*) est situé immédiatement au dessous et un peu en avant du sillon stoméal (*B*), au point où la ligne que nous appellerons le *cercle céphalique* coupe l'axe II de l'embryon (fig. 19, I). Pendant l'achèvement de la courbure céphalique, en arc de cercle, le sinus veineux (*S V*) est entraîné du côté caudal, jusqu'à un second point où le cercle céphalique coupe une deuxième parabole, dont le paramètre égale à la moitié du paramètre de la parabole fondamentale et équivaut donc à la

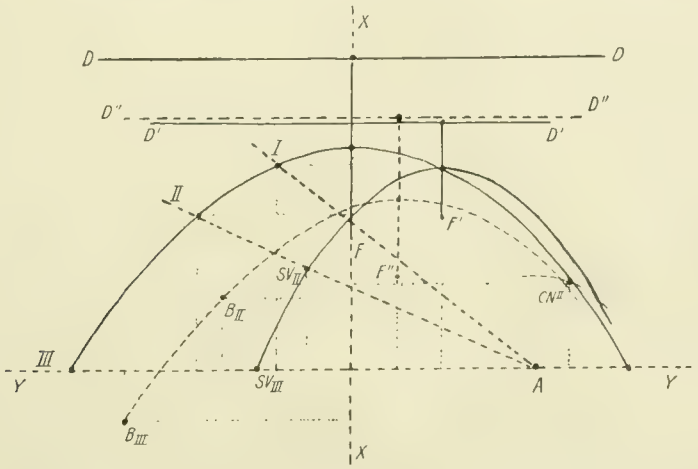

Fig. 20. — Système de coordonnées nécessaires à la construction des paraboles embryotectoniques.

F foyer; — *x F* paramètre; — *D D* directrice de la parabole fondamentale —— *F'* foyer; — *x F'* paramètre; — *D'D'* directrice de la parabole du sinus veineux (*S V*) —— *F''* foyer; — *x F''* paramètre; — *D''D''* directrice de la parabole du stomeum (*B* point buccal) ----

A point allantoïdien. — CN^{II} canal neurentérique de l'embryon Krömer Klb. (II). I à III — comme fig. 19 (axes II des embryons).

valeur relative 1, c'est-à-dire au rayon caudal (voir aussi fig. 6*C*). A partir de ce second point, le sinus veineux (*S V*) est projeté, du côté céphalique, sur cette nouvelle trajectoire parabolique.

Ainsi la distance séparant le sinus veineux de l'allantoïde (axe II) varie successivement dans deux sens différents, sous l'effet de ces deux facteurs: l'enroulement de la tête et la projection de l'embryon: cette longueur diminue de l'embryon Eternod-Vuill. (I) à l'embryon Krömer (II), pour augmenter à nouveau et reprendre peu à peu sa valeur primitive et même la dépasser chez les embryons Eternod Du. Ga. (III) et suivants.

Les caractéristiques de la *parabole du sinus veineux* sont les suivantes (fig. 19 et 20):

axe des *y*: axe II prolongé jusqu'à l'extrémité de la queue;

axe des x: la perpendiculaire en son milieu;
rapport entre x et y: 2,00 (en valeur relative);
paramètre (p_{st}) égale le demi-paramètre de la spire fondamentale, égale 1:

$$p_{st} = \frac{P_f}{2} = R_c.$$

Le trajet du stomeum (B) est semblable à celui du sinus veineux. La première partie de ce trajet est un arc de révolution autour du sinus veineux comme centre; cette révolution est concomitante du premier modelage de la tête. La seconde partie du trajet tend à la parabole par la projection de l'embryon (*parabole du stomeum*) (fig. 19).

A partir de l'embryon Eternod Du. Ga. (III), un nouveau facteur entre en jeu: le modelage du cœur, qui a pour effet de rapprocher le tronc artériel du sinus veineux ($S\ V$), conservé comme point d'appui. Ce modelage du cœur exerce une traction sur le pharynx par l'intermédiaire des arcs aortiques et tire la tête du côté caudal. Cette action est donc en partie antagoniste de la poussée du canal neurentérique, qui a projeté la tête en avant; la parabole fondamentale sera brisée à ce point. La résultante de ces deux forces, projection neurentérique et traction veineuse, est une courbe nouvelle, la *spire fondamentale*, dont le pôle est le point allantoïdien (A) et dont le rayon polaire croît d'une valeur égale à l'allongement de l'embryon. Ce rayon mesure donc, pour chacun des embryons Eternod Du. Ga. (III), Pfannenstiel III (IV) et Meyer 300 (V), la longueur de l'embryon, mesurée au niveau de l'axe II, moins le rayon du cercle caudal que nous définissons ci-dessous (page 37):

$$\varrho_f = L_{tot.} - R_c.$$

Les centres successifs des arcs composant cette spire sont situés sur le *cercle caudal*, c'est-à-dire sur le cercle qui est à la fois la trajectoire de recul du canal neurentérique ($C\ N$) et la courbure d'enroulement de la queue (son rayon R_c est l'unité relative). Les rayons de courbure des arcs composant la spire fondamentale sont donc successivement égaux à la longueur totale des divers embryons (fig. 19).

Pendant la première partie du mouvement de bascule de l'embryon, dont la trajectoire est la parabole fondamentale, le sinus veineux ($S\ V$) tend à se déplacer sur une seconde parabole; pendant la deuxième partie de ce mouvement, dont la trajectoire est la spire fondamentale, le sinus veineux ($S\ V$) décrit une seconde spire, la *spire du sinus veineux*, de même pôle et de même centre que la première, mais dont le rayon polaire mesure pour chaque embryon la longueur de l'axe II, unissant le sinus veineux ($S\ V$) au point allantoïdien (A)

$$\varrho_{sv} = l_{axe\ II}$$

et dont les rayons de courbure des divers arcs composants égalent donc successivement cette même longueur de l'axe II $+ R_c$ (rayon du cercle caudal).

La deuxième période du développement peut donc se diviser en deux phases bien distinctes:

1. une première *phase parabolique*, dans laquelle le modelage de l'embryon est dominé par la seule poussée neurentérique;

2. une seconde *phase spirale*, dans laquelle la projection parabolique est transformée par l'organisation du cœur, qui prend son point d'appui sur le sinus veineux.

La séparation de ces deux phases sera tout aussi importante au point de vue des modelages locaux, de la tête et du dos, qu'elle l'est au point de vue du modelage général et de la position de l'embryon.

2. *Modelage de la queue de l'embryon.*

L'ébauche de la queue est la première courbure embryonnaire qui se dessine; elle est annoncée dans l'embryon Frassi par l'angle obtus (angle γ) que forme l'axe du corps (axe I) avec la ligne primitive, au niveau du canal neurentérique (fig. 3). Chez l'embryon Eternod Vuill., le soulèvement de la région du canal neurentérique (*C N*) est déjà plus forte, l'angle γ formé par l'axe I du corps et la ligne primitive mesure 93° env. C'est là, le temps préparatoire du modelage caudal, dominé tout entier par la prolifération intense, qui a lieu au niveau du canal neurentérique *(allongement caudal).*

L'enroulement de la queue, qui se fait ensuite, est le résultat de cette même prolifération neurentérique et de la réaction, qui fait reculer le canal neurentérique devant les tissus néoformés. L'euroulement de la queue (fig. 21 *A*) est amorcé chez l'embryon Eternod Vuill. (I) par la flexion de la ligne primitive; cette flexion s'exagère jusqu'à 90° env. chez les embryons Krömer (II) et Eternod Du. Ga. (III). C'est là, le premier temps du modelage caudal proprement dit.

Par cette courbure de la ligne primitive, le canal neurentérique (*C N*) a été rapproché du centre allantoïdien (*A*) jusqu'à une distance, qui ne va plus varier que dans des limites très étroites par suite de la croissance; la différence de longueur de cette ligne entre l'embryon Krömer et l'embryon Broman n'est en effet que de $^1/_7$. C'est cette longueur que nous avons prise comme *unité relative* dans la détermination de nos courbes embryotectoniques. Cette mesure est celle du *rayon du cercle caudal*, R_c, que tend à décrire la région du canal neurentérique (*C N*) et du neuropore caudal, pendant l'allongement et l'enroulement de la queue chez les embryons Meyer 300 et Broman (fig. 21 *A*, *V* et *VI*).

En faisant abstraction du mouvement de bascule générale de l'embryon, la queue décrit dans le sens ventral, au cours de son modelage, et de l'embryon Krömer à l'embryon Broman, un arc de 250° env. Cette progression de la queue dans le sens ventral est contrebalancée par le mouvement de bascule de l'embryon, de telle sorte que l'extrémité de la queue ne s'est déplacée en réalité dans l'espace que d'un angle (*xy*) de 100° seulement (fig. 21 *A*). De

plus, cet enroulement ne se fait pas dans un seul plan, il est accompagné d'un mouvement de torsion qui rejette la queue à droite. Ajoutons que chez les divers embryons: Krömer (II), Meyer 300 (V) et Broman (VI), la projection graphique de l'extrémité caudale tombe sur le cercle caudal même ou un peu en dedans, comme chez l'embryon Eternod Du. Ga. (III) (fig. 21, 22 et 23). L'embryon Pfannenstiel III (IV) fait au contraire exception; l'extrémité de sa queue fait saillie bien au dehors du cercle caudal, qui circonscrit les autres embryons.

Le mouvement général de l'enroulement caudal est donc un mouvement circulaire. Ceci a retenti sur le modelage lui-même de la queue (fig. 22 et 23); en effet chez chacun des embryons, la ligne médio-dorsale de la queue tend

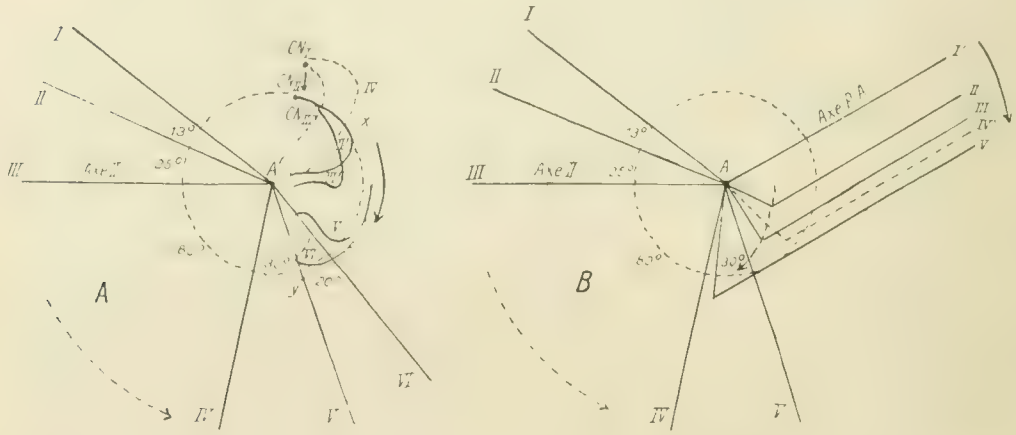

Fig. 21. — Modelage de la queue et du pédicule abdominal.

Fig. *A*. — Enroulement de la queue dans le cercle caudal ----. I à V. — comme fig. 19 (axes II des embryons). VI. — Embryon Broman NT. 11. Long. 3,0 mm. CN_1, etc. canal neurentérique. — *A* point allantoïdien. *II'* à *VI'*. — Extrémités caudales.

Fig. *B*. — Enroulement du pédicule abdominal. *I* à *V*. — Comme fig. *A*. *I'* à *V'* positions successives de l'axe du pédicule abdominal (axe *P A*).

aussi à un arc de cercle, généralement de même centre et de même rayon que celui de l'enroulement caudal (point allantoïdien *A*). Chez l'embryon Eternod Du. Ga. (fig. 22 III), par suite de l'ensellure dorsale, les centres sont distincts: tandis que l'enroulement de la queue s'est fait autour du point allantoïdien (*A*), le foyer de l'arc auquel tend la courbure caudale est reporté un peu au dessus, sur la corde passant par l'extrémité caudale et le sommet de l'ellipse à laquelle tend la courbure dorsale du corps; le rayon en a été par cela même légèrement raccourci.

Chez l'embryon Pfannenstiel III (fig. 22 IV), la courbure de la ligne médio-dorsale de la queue est plus irrégulière; il est difficile de l'insérer complètement dans un cercle, même en allongeant beaucoup le rayon. Ce volume anormal de la queue, le fait qu'elle fait saillie en dehors du cercle caudal d'en-

roulement (fig. 21 *A* IV) et le redressement de la région de la ligne primitive, nous portent à regarder la queue de l'embryon PFANNENSTIEL III comme franchement douteuse, si ce n'est anormale; à moins qu'il ne s'agisse encore d'une erreur de reconstruction, analogue à celle que nous avons déjà signalée au niveau de la tête, par la comparaison des dessins de LOW et de GROSSER.

Parallèlement au modelage de la queue, s'effectue la flexion du *pédicule abdominal*, qui n'est que le corollaire du premier mouvement (fig. 21 *B*).

Chez l'embryon ETERNOD VUILL. (I), le pédicule abdominal est dirigé directement, à partir du centre allantoïdien (*A*), selon un rayon du cercle caudal (axe *P A*). Chez l'embryon KRÖMER (II) déjà, et chez les suivants plus encore, le pédicule abdominal fléchit, s'enroule pour ainsi dire autour de la queue, cependant, de telle sorte que sa direction moyenne reste parallèle à sa direction primitive. Chez l'embryon MEYER 300 (V), l'enroulement est tel que l'axe de la partie moyenne de l'allantoïde et du pédicule abdominal (axe *P A*) est devenu tangent au cercle caudal.

Comme pour le modelage de la queue, l'embryon PFANNENSTIEL III (IV) fait exception et marque un léger recul dans la position du pédicule abdominal, par rapport à celle acquise déjà chez l'embryon ETERNOD DU. GA. (III).

3. *Modelage de la courbure dorsale*[1].

Le modelage de la courbure dorsale passe par deux périodes qui ne sont que le reflet des deux phases parabolique et spirale du modelage général de l'embryon.

Durant la *période parabolique* (fig. 22 II et III), la ligne médio-dorsale de l'embryon tend à une *ellipse* dont le grand axe est l'axe II prolongé et dont le foyer céphalique (*F*), chez l'embryon KRÖMER, est situé au point où l'axe II est coupé par l'ordonnée (*yy*), passant par le foyer de la parabole fondamentale; ce qui est fonction d'un rapport géométrique entre ces deux courbes. Les caractéristiques de l'ellipse dorsale sont:

$$a = 3; \quad b = 1; \quad b : a = 1 : 3,$$

calculées en valeurs relatives; *a* et *b* expriment les dimensions des demi-axes de symétrie.

Chez l'embryon KRÖMER (fig. 22 II) la courbure dorsale tend à l'ellipse sur toute sa longueur, du canal neurentérique (*C N*) à l'extrémité de la tête. Chez l'embryon ETERNOD DU. GA. (fig. 22 III) la courbure dorsale est modifiée par l'ensellure due à la fermeture du canal neural; seule la moitié céphalique du corps de l'embryon tend à l'ellipse.

Durant la *période spirale* du modelage général, la courbure dorsale est peu à peu dissociée en plusieurs arcs elliptiques tout d'abord, pour finalement se

[1] *Remarque:* Pour faciliter cette étude, nous prenons, à ce stade, comme limite artificielle entre la courbure dorsale et la courbure céphalique le prolongement de l'axe II de l'embryon.

transformer aussi en une courbe spirale; cette transformation est lente et n'est complète qu'à la fin de la période.

Chez l'embryon Pfannenstiel III, la ligne médio-dorsale tend encore à s'inscrire dans une ellipse générale dont la valeur $2b$, du petit axe de symétrie,

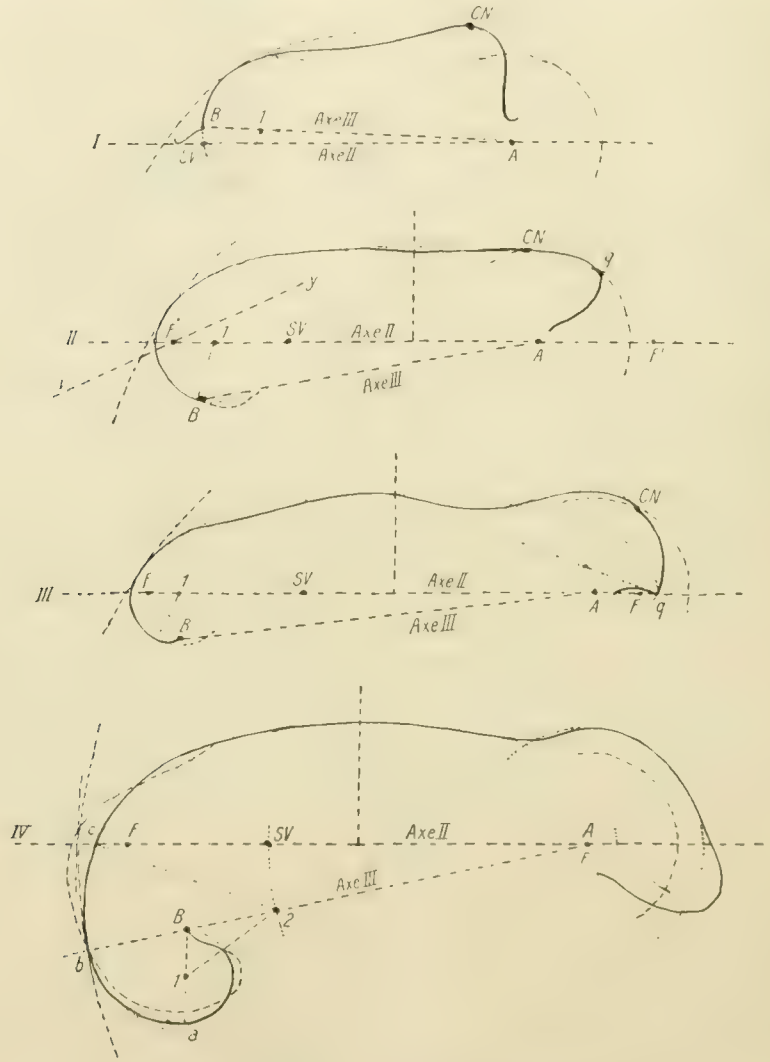

Fig. 22. — Courbes embryotectoniques spéciales.

I à *IV*. — Comme fig. 19. *A* point allantoïdien. — *B* point buccal. — *C N* canal neurentérique. — *S V* sinus veineux du cœur. — 1. centre de l'arc céphalique proximal. Courbes: 1. ---- parabole ou spire fondamentale, cercle caudal; 2. .... ellipse dorsale. Fig. I à III. — *yy* ordonnée de la parabole fondamentale. *F* et *F'* foyers de l'ellipse dorsale. Fig. IV. — Spire céphalique primitive: —— Contour de la tête d'après la reconstruction de Grosser. ---- Contour de la tête d'après la reconstruction de Low. 1. centre de l'arc proximal (*B a*). — *B* point buccal, centre de l'arc médial (*a b*). — 2. centre de l'arc distal (*b c*), projection de *S V* sur l'axe III. *Rem.:* La queue saillante en dehors du cercle caudal est douteuse.

a augmenté, tandis que la distance interfocale a diminué légèrement, de telle sorte que le foyer caudal (F') est superposé maintenant au point allantoïdien (A) et que la relation des demi-axes de symétrie tend à la formule:

$$b : a \text{ tend à } 1 : 2 .$$

Le grand axe de symétrie ($2\,a$) de l'ellipse circonscrivant le dos de l'embryon est: chez l'embryon KRÖMER (fig. 22 II), plus long que le corps; chez l'embryon ETERNOD DU. GA. (III), plus ou moins égal à la longueur du corps et chez l'embryon PFANNENSTIEL III (IV), plus court que la longueur totale de l'embryon.

Chez l'embryon MEYER 300 (fig. 23 V), la courbure dorsale se décompose en deux arcs, caudal ($d\,c$) et céphalique ($c\,d$), appartenant à deux ellipses à peu près de même longueur interfocale, mais dont les valeurs a et b, des demi-axes de symétrie, sont très légèrement plus petites pour l'arc céphalique que pour l'arc caudal; les centres o et o′ sont éloignés d'une distance égale à 1; le rapport entre les axes de symétrie tend à la valeur:

$$b : a = 3 : 5$$

ce qui indique indirectement une diminution d'excentricité; la distance interfocale ($2\,c$) est maintenant égale approximativement à:

$$2\,c = (\text{axe II} + 1/4) = 4$$

en valeurs relatives.

Cette longueur deviendra, par suite de la croissance de l'embryon, celle de l'axe II de l'embryon BROMAN, comme nous l'avons déjà dit plus haut dans l'analyse de cet embryon.

Chez l'embryon BROMAN (fig. 23 IV) la croissance est caractérisée par une forte augmentation de volume, régulière en tous sens; en même temps, l'enroulement spiral s'est accentué. L'arc dorso-caudal ($\delta\,\varepsilon$) tend à s'inscrire dans une ellipse, dont le foyer caudal F' est situé à l'intersection du cercle caudal avec l'axe II de l'embryon et dont le foyer céphalique (F) est le sinus veineux ($S\,V$). Les valeurs géométriques de cette ellipse sont les valeurs relatives:

$$a = 3{,}5; \quad b = 3; \quad c = 1{,}5;$$

son excentricité est donc exprimée par le rapport:

$$c : a = 3 : 7;$$

le rapport des demi-axes de symétrie est:

$$b : a = 3 : 4;$$

c'est-à-dire qu'il tend insensiblement à 1, rapport caractéristique de l'arc de cercle. L'arc dorso-céphalique ($\gamma\,\delta$) est devenu un arc de cercle, dont le centre (D) est situé à mi-longueur de l'embryon au niveau de l'axe III et dont le rayon

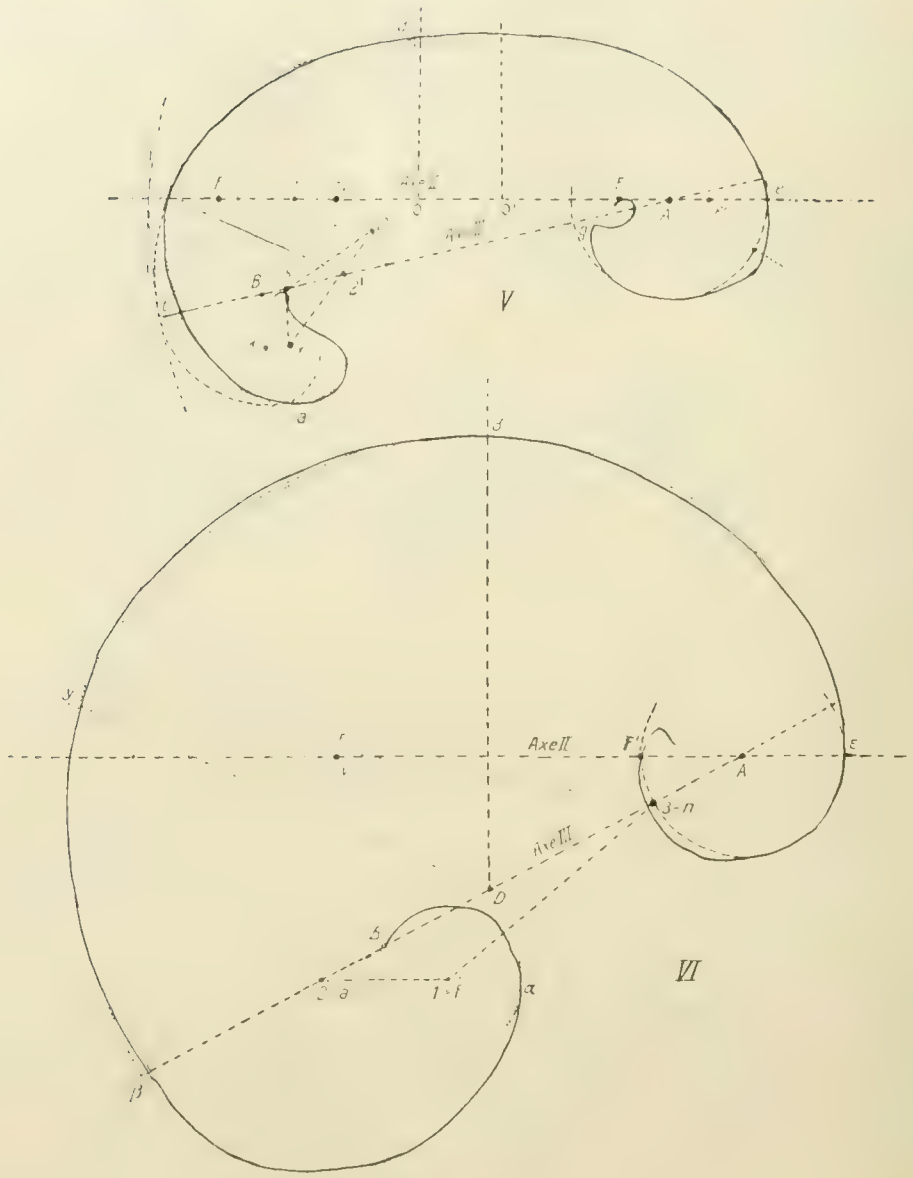

Fig. 23. — Courbes embryotectoniques spéciales.

Fig. V. — Embryon Meyer 300 NT. 7. Long. 2,5 mm: 1. —— Contour de la tête d'après les reconstructions de Thompson. Spire céphalique primitive: 1. Centre de l'arc proximal (*B a*). — *B* point buccal, centre de l'arc médial (*a b*). — 2. Centre de l'arc distal (*b c*). 2. - - - - Contour de la tête redressée graphiquement. *I'*, *B'*, *2'* nouveaux centres. *Rem.:* *2'* est la projection de *S V* sur l'axe III, comme chez l'embryon Pfannenstiel III fig. 22 IV). *F* et *F'* foyers de la $^1/_2$ ellipse dorso-céphalique. *f* et *f'* foyers de la $^1/_2$ ellipse dorso-caudale.

Fig. VI. — Embryon Broman (NT. 11). Long. 3,0 mm. Spire céphalique définitive: 1 ou *f* centre de l'arc frontal (*B α*). — 2 ou *a* centre de l'arc apical (*α β*). — 3 ou *n* centre de l'arc nucal (*β γ*). — *D* centre de l'arc dorso-céphalique (*γ δ*). *F* et *F'* foyers de l'ellipse dorso-caudale (*δ ε*).

mesure approximativement 4,5, en valeur relative. L'arc dorsal céphalique est prolongé en avant par un nouvel arc de spire (*arc nucal*) dont nous retrouverons les caractéristiques avec le modelage de la tête.

En résumé, la courbure dorsale se présente dans les deux phases sous deux aspects très distincts:

1. pendant la phase parabolique, l'ellipse, à laquelle tend la courbure dorsale, reste constante, déterminée qu'elle est par la parabole fondamentale;

2. pendant la phase spirale, cette ellipse se dissocie, en plusieurs arcs elliptiques, dont l'excentricité diminue graduellement, et tend à 0, pour devenir des arcs de cercle; c'est en somme une période de transition. Nous verrons le résultat de cette transformation dans l'étude de la troisième période de développement.

4. *Modelage de la tête.* Mieux encore et plus rapidement que la courbure dorsale, le modelage de la tête est influencé par les courbures générales de l'embryon.

Pendant la *phase parabolique* du développement, la tête se transforme peu. Le modelage se continue, comme il avait été amorcé chez l'embryon Eternod Vuill., par une flexion ventrale de la région stoméale (*B*) et du sinus veineux (*S V*). Il se dessine, ainsi, une première courbure céphalique, *l'arc céphalique proximal*, en arc de cercle (centre 1); le rayon de cet arc céphalique diminue graduellement pour mesurer finalement: $^1/_2$, en valeur relative, chez l'embryon Eternod Du. Ga. (fig. 22 II et III). Au sommet de la tête, l'arc céphalique proximal se continue directement avec l'ellipse de la courbure dorsale

$$r_p = \frac{R_c}{2}.$$

Pendant la *phase spirale*, le modelage céphalique s'accélère; la tête s'enroule et tend à décrire elle-même, chez les embryons Pfannenstiel III, Meyer 300 et Broman une courbe spirale. Nous considérons deux stades: spires céphaliques primitive et définitive.

Le premier stade, réalisé par l'embryon Pfannenstiel III (fig. 22 IV), est une *spire céphalique primitive*, décomposable en trois arcs primaires: proximal, médial et distal, en allant du stomeum (*B*) vers le dos.

Le premier arc, *arc proximal* (de 180° environ) forme la partie frontale de l'extrémité céphalique; il n'est que le stade complet de l'arc céphalique ébauché pendant la phase parabolique; son rayon mesure $^1/_2$, en valeur relative.

Le deuxième arc, *arc médial* (de 80° environ), est plus large; son centre est le point buccal (*B*); son rayon mesure 1.

Le troisième arc, *arc distal* (de 30° environ) est compris entre les axes II et III; son rayon vaut 2.

On a donc:

$$r_p = \frac{R_c}{2}; \quad r_m = R_c; \quad r_d = 2\,R_c.$$

Notons que les rayons de ces trois arcs ont des rapports parfaits les uns vis-à-vis des autres et obéissent à une progression géométrique dont la raison est 2:

$$r_p : r_m : r_d = 1 : 2 : 4.$$

Leurs trois centres forment un triangle, dont le point buccal (B) est un sommet (centre de l'arc médial) et dont l'axe III est un côté.

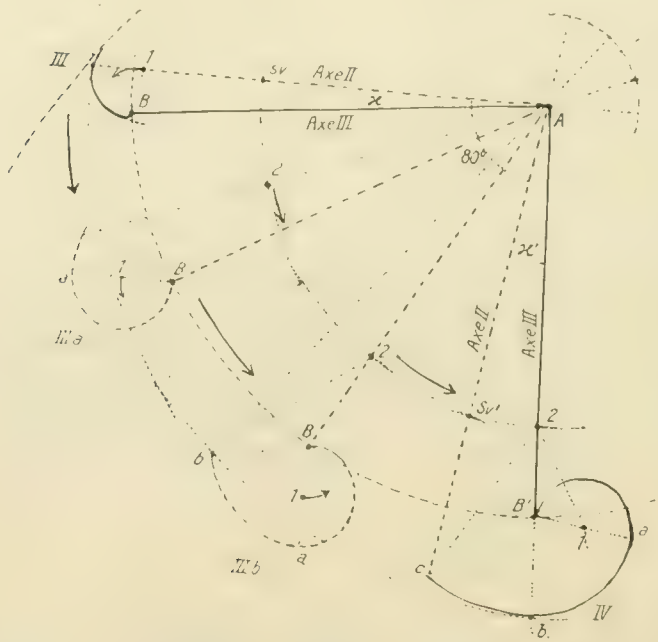

Fig. 24. — Schémas du mécanisme de la formation de la spire céphalique primitive.

III. — Extrémité céphalique de l'embryon Eternod Du. Ga. IV. — Extrémité céphalique de l'embryon Pfannenstiel III. III *a* et III *b*. — Schémas intermédiaires: révolution du centre 1 autour du point buccal *B*. Spire céphalique primitive; 1. Centre de l'arc proximal (*B a*). — *B* point buccal, centre de l'arc médial (*a b*). 2. Centre de l'arc distal (*b c*). Courbes: 1. - - - - trajectoire circulaire du point buccal (*B*). 2. . . . . Spires: fondamentale et du sinus veineux *SV*. Angle *S V, A. SV'* (mouvement de bascule) = 80°.

Les deux autres centres et sommets ont les positions relatives suivantes:

Le sommet de l'arc distal (2) est à l'intersection de la spire du sinus veineux (*SV*) avec l'axe III, passant par les points buccal (*B*) et allantoïdien (*A*); ce centre distal est en somme la projection circulaire du sinus veineux sur l'axe III.

Le sommet de l'arc proximal (1) est à mi-longueur du rayon extrême de l'arc médial.

La réalisation de cette spire céphalique primitive (fig. 24) en partant du stade représenté par l'embryon Eternod Du. Ga. (fig. 22 et 24 III) se résume à un enroulement général de la tête autour du point buccal (*B*), enroulement dont le corollaire a été une demi-révolution du centre (1) de l'arc proximal céphalique autour du même point buccal (*B*). Pendant ce temps, l'arc céphalique, de 75° primitivement, a acquis une valeur de 180°, en devenant arc proximal de la spire primitive (fig. 24 III *a*, arc *B a*); à sa

suite, l'arc médial s'est dessiné autour du point buccal (*B*) comme centre (fig. 24 III *b*, arc *a b*); enfin l'arc distal s'est formé autour de la projection du sinus veineux (fig. 24 IV, 2, arc *b c*), en même temps que la flexion de la tête devenait suffisante pour que celle-ci s'inscrive dans la spire fondamentale. Pendant ce modelage, la longueur de l'axe III (*A B*) n'a varié que dans des proportions tellement étroites, que l'on peut dire que la trajectoire du stomeum (*B*) est approximativement un arc de cercle; enfin, l'angle α, compris entre les axes III et II et mesurant la flexion céphalique, a doublé de valeur.

Chez l'embryon Meyer 300, la spire céphalique a la même allure (fig. 23 V); ses trois arcs, proximal, médial et distal, ont des rayons croissant selon une progression géométrique, dont la raison est 2 et leur valeurs relatives sont les mêmes que chez l'embryon Pfannenstiel III:

$$r_p = \frac{R}{2} \; ; \quad r_m = R_c \; ; \quad r_d = 2\,R_c \; ;$$

$$r_p : r_m : r_d = 1 : 2 : 4.$$

La seule différence entre les spires céphaliques des embryons Pfannenstiel III et Meyer 300 est le déplacement, chez ce dernier, du centre de l'arc distal (2) dans le sens dorsal. Ce centre tendrait à décrire une nouvelle révolution autour du point buccal (*B*), centre de l'arc médial.

Au total, la spire céphalique a été resserrée dans l'embryon Meyer 300, par le refoulement de la tête dans le sens ventral et caudal. Ce resserrement est-il entièrement normal? nous en doutons et nous sommes d'accord avec Keibel (26), lorsqu'il dit dans ses Normentafeln que la tête de l'embryon Meyer 300 est invraisemblable.

Nous avons dessiné en pointillé sur nos graphiques (fig. 23 IV .....) la forme qu'aurait la tête, en conservant exactement les rapports géométriques de l'embryon Pfannenstiel III. Nous faisons remarquer, à ce propos, que ces nouveaux contours s'inscrivent plus exactement dans la spire fondamentale (fig. 20 V .....), que ceux donnés par les reconstructions de Thompson (43). Ce n'est pas là cependant un argument suffisant pour décider à lui seul en faveur de l'un ou de l'autre des tracés.

L'embryon Broman, qui, par sa brusque croissance, marque la fin de la 2e période de développement et le début de la 3e, réalise le deuxième stade de l'enroulement de la tête, la *spire céphalique définitive* (fig. 23 VI). Celle-ci est décomposable en trois nouveaux arcs: frontal, apical et nucal, correspondant aux courbures classiques de l'embryon.

L'arc frontal (fig. 23 VI, arc *B a*), de 150° environ, n'est que le descendant direct de l'arc proximal de la spire céphalique primitive. Son rayon mesure $^2/_3$, en valeur relative, cette valeur est acquise à la fois par la crois-

sance brusque de tout l'embryon et par le resserrement de l'enroulement caudal, qui a diminué la longueur proportionnelle du rayon caudal,

$$r_f = \frac{2\,R_c}{3}.$$

L'arc apical (arc $\alpha\,\beta$), de 140° environ, est décrit par un rayon dont la valeur relative est 2, autour d'un centre ($2 = a$), situé sur le prolongement de l'axe III au quart de la longueur totale de l'embryon.

$$r_a = 2\,R_c.$$

L'arc nucal (arc $\beta\,\gamma$), de 40° environ, compris entre les axes II et III, est un arc de grand rayon, raccordant la courbure dorsale à la spire céphalique; son centre est reporté au point, où l'axe III est coupé par le cercle caudal; le rayon de l'arc nucal mesure 6.

$$r_n = 6\,R_c.$$

La progression des rayons de la spire céphalique définitive, chez l'embryon Broman, tend encore à une progression géométrique régulière, comme dans les stades précédents, mais sa raison est 3.

$$r_f : r_a : r_n = 1 : 3 : 9.$$

Les trois centres sont les trois sommets d'un triangle dont le grand côté est formé par l'axe III; mais, par suite de la croissance générale de l'embryon et de l'exagération de la flexion céphalique, aucun d'eux ne coïncide avec le point buccal (*B*).

La transformation de la spire céphalique primitive en spire définitive est toute entière dépendante de la révolution des centres proximal (1) et distal (2) d'abord, du centre distal (2) seul ensuite, autour du point buccal (fig. 25). Il est possible de décomposer et de schématiser cette transformation dans la série des mouvements suivants:

1. le triangle céphalique primitif (1 *B* 2) pivote sur son angle *B* (point buccal) de 50° environ et prend la position indiquée dans la fig. 25 IV *a*;

2. le sommet distal (2) continue sa trajectoire autour du point *B* tandis que le sommet proximal (1) reste immobile; le résultat de ce mouvement est de ranger les trois centres de la spire primitive en ligne droite (fig. 25 IV *b*); l'arc médial disparait de ce fait même; il ne subsiste que les deux arcs extrêmes de la spire;

3. le sommet distal ($2 = a$), achevant sa révolution autour du point buccal (*B*), vient occuper, sur l'axe III, la position qu'il possède chez l'embryon Broman (fig. 25 VI).

Cette révolution a donc maintenu à peu près intact *l'arc proximal* devenu ainsi *arc frontal*; par contre, elle a peu à peu fusionné les arcs *médial et distal*

(fig. 25 IV et IV *a*, arcs *a b* et *b c*) en un seul arc, plus large, *l'arc apical* (fig. 25 IV *b* et VI, arc $\alpha\beta$), dont le rayon a la valeur de la demi-somme des rayons des arcs médial et distal primitifs:

$$\frac{r_m + r_d}{2} = r_a$$

ou en valeurs progressives:

$$\frac{2+4}{2} = \frac{6}{2} = 3$$

c'est le deuxième terme de la nouvelle progression géométrique des rayons.

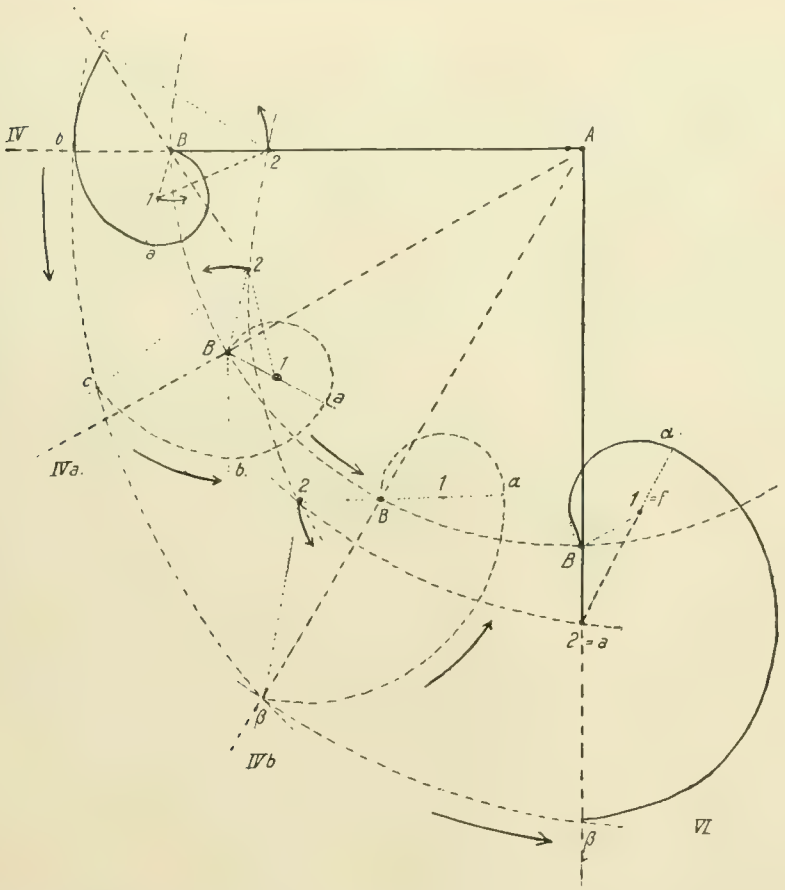

Fig. 25. — Schémas du mécanisme de la transformation de la spire céphalique primitive en spire céphalique définitive.

IV. — Schéma de la tête de l'embryon Pfannenstiel III. VI. — Schéma de la tête de l'embryon Broman. IV *a* et IV *b*. — Schémas intermédiaires: révolutions des centres 1 et 2 autour du point buccal *B*. Spire céphalique primitive (IV): 1. Centre de l'arc proximal (*B a*). — *B* point buccal, centre de l'arc médial (*a b*). — 2. Centre de l'arc distal (*b c*). — Spire céphalique définitive (VI): *f* (= 1) centre de l'arc frontal (*B a*). — *a* (= 2) centre de l'arc apical ($\alpha\beta$). — arc $\alpha\beta$ = arc *a b* + arc *b c*.

Enfin, la propagation de l'enroulement dans le sens dorsal a provoqué l'apparition d'un nouvel arc, *l'arc nucal.*

La progression géométrique primitive a été ainsi modifiée de la façon suivante:

$$\begin{array}{lll} \text{spire céph. prim.} & = r_p : r_m : r_d : x & = 1 : 2 : 4 : x \\ \text{spire céph. déf.} & = r_f : r_a : r_n & = 1 : 3 : 9 \end{array}.$$

Nous verrons que pendant la 3e période du développement, les variations de la spire céphalique définitive seront fonctions d'un raccourcissement graduel du rayon nucal, c'est-à-dire d'un resserrement de la spire céphalique toute entière.

En résumé, pendant la seconde période de développement des embryons humains, période de modelage intensif, les processus locaux se présentent comme les corollaires directs des processus généraux:

1. lorsque le mouvement général de l'embryon est parabolique, la courbure dorsale, seule dessinée à ce moment, est elliptique;

2. lorsque le mouvement de l'embryon est spiral, la courbure céphalique, puis la courbure dorsale deviennent spirales elles aussi.

Rappelons que le passage de la phase parabolique à la phase spirale est déterminé par un facteur nouveau: le modelage du cœur autour du sinus veineux.

Tandis que la phase parabolique était toute entière dominée par cette force principale: l'allongement caudal, par la prolifération du rebord du canal neurentérique (nœud de Hensen), la phase spirale est la résultante de cette même force de croissance, combinée avec la traction antagoniste du sinus veineux et du cœur.

Quant à la queue, à tous les stades, son mouvement général et son modelage local tendent à s'inscrire dans un cercle dont le centre est le point allantoïdien. Ce modelage circulaire s'explique du fait que le point allantoïdien est le pivot de suspension autour duquel s'effectue tout le modelage de l'embryon.

Nous résumons dans le tableau ci-contre les valeurs géométriques particulières à chaque stade de cette 2e période de développement, en insistant une fois encore sur la *relativité* de ces valeurs.

Les *courbes embryotectoniques*, que nous avons pu déterminer, sont en effet l'expression géométrique du mouvement moyen de l'embryon; leurs caractéristiques nous renseignent sur les rapports de dimensions existant entre les diverses régions de l'embryon, à chaque stade, et sur le mécanisme de leur formation.

Leur donner des valeurs numériques absolues serait leur ôter toute réalité, en supprimant toute possibilité de variation individuelle entre les embryons.

Tableau I.

Formules des courbes embryotectoniques de la IIme période de développement.

Cercle caudal: rayon = R_c (unité relative).

Première phase: I. Embryon Eternod-Vuill.; II. Embryon Krömer Klb.; III. Embryon Eternod Du. Ga.

1. Parabole fondamentale : $P_f = 2\,R_c$
2. Parabole du sinus veineux: $p_{sv} = \frac{P_f}{2} = R_c$
3. Ellipse dorsale[1] : $b : a = 1 : 3$
4. Arc céphalique : r_c tend à $\frac{R_c}{2}$

Deuxième phase: IV. Embryon Pfannenstiel III; V. Embryon Meyer 300.

5. Spire fondamentale : Pôle = A (point allantoïdien)
   $\varrho_f = L_{\text{tot}} + R_c$
6. Spire du sinus veineux : Pôle = A (point allantoïdien)
   $\varrho_{sv} = l_{\text{axe II}}$
7. Ellipses dorsales[1] : $b : a = 1 : 2$ ou $3 : 5$
8. Spire céphalique primitive:

$$r_p = \frac{R_c}{2};\ r_m = R_c;\ r_d = 2R_c$$

progression: $r_p : r_m : r_d = 1 : 2 : 4$

Embryon Broman (VI).

9. Courbures dorsales:
   a) partie caudale, arc d'ellipse : $b : a = 3 : 4$
   b) partie céphalique, arc de cercle: $r_D = \frac{L_{\text{tot}}}{2}$
10. Spire céphalique définitive:

$$r_f = \frac{2R_c}{3};\ r_a = 2\,R_c;\ r_n = 6\,R_c$$

progression: $r_f : r_a : r_n = 1 : 3 : 9$

11. Transformation de la spire céphalique primitive (a) en spire céphalique définitive (b):

progressions: a) $r_p : r_m : r_d : r_x = 1 : 2 : 4 : x$
b) $r_f : r_a : r_n = 1 : 3 : 9$

[1] Remarque: Variation de l'ellipse dorsale:

$$b : a = 1 : 3 < 1 : 2 < 3 : 5 < x : y < 1.$$

Si chaque embryon normal se développe en obéissant à des courbes géométriques, il le fait en y introduisant un coefficient personnel, une variation, qui changera les dimensions réelles, mais nullement les valeurs relatives exprimant le rapport constant qui existe entre les diverses parties du corps de tout embryon normal.

Ce sont justement ces valeurs relatives, ces rapports, qui sont les caractéristiques de nos courbes embryotectoniques.

Cette idée ne jaillit pas à première vue des embryons de la 2e période, parce que ceux-ci sont encore malheureusement trop peu nombreux pour que nous puissions apprécier leurs variations individuelles, à chaque stade. Dans la période suivante, ces variations deviendront plus évidentes, puisqu'alors nous posséderons souvent plusieurs embryons du même âge.

Troisième période de développement. La troisième période est une nouvelle période de croissance. Les courbes embryotectoniques s'y modifient peu et l'on peut dire qu'elles ne sont que la prolongation de la phase spirale précédente.

L'embryon tout entier dessine une double spire, céphalique et caudale, avec l'arc dorsal comme union. Le resserrement de cette double spire a augmenté la déviation de la tête et de la queue, à gauche et à droite.

La projection des diverses courbes sur le plan médian démontre les faits suivants:

1. *Modelage de la queue de l'embryon.*

Chez la plupart des embryons de ce groupe (fig. 26 à 31), la queue tend à s'inscrire dans un cercle, le *cercle caudal*, comme au stade précédent; le rayon de ce cercle est par contre très variable; sa valeur, mesurée en rapport de la plus grande longueur de l'embryon, oscille de $^1/_5$ à $^1/_8$; ce qui s'explique par le resserrement plus ou moins grand de la spire caudale, dont le cercle caudal est la projection sur le plan médian; malgré cela, son rapport avec le rayon de l'arc frontal de la spire céphalique est le plus souvent 1 : 1; ce qui nous permet de conserver le rayon caudal comme unité relative.

Deux embryons s'affranchissent du cercle caudal: L'un est l'embryon Hochstetter Chr. I (fig. 33 *B*), le plus âgé du groupe, dont la partie distale de la queue est déroulée et tend plutôt à une ellipse; c'est là, semble-t-il le premier indice du mouvement de déroulement général, qui va redresser l'embryon et le transformer en foetus. L'autre est l'embryon Keibel NT. 23 (fig. 37 *A*), que nous regardons comme douteux et que nous discuterons plus loin.

2. *Modelage de la courbure dorsale.*

C'est dans la région dorsale, que s'observent les plus grandes variations de ce groupe; la courbure du dos est tantôt plus serrée, tantôt plus large, tantôt com-

posée exclusivement d'arcs de cercle, tantôt formée partiellement d'arcs d'ellipse.

Chez l'embryon Broman (fig. 23 VI et 26 *A*), la courbure dorsale se décompose, avons-nous dit, en deux arcs de 90° chacun environ, l'arc dorso-caudal elliptique (arc $\delta\ \varepsilon$), dont le foyer (*F'*) est situé à l'intersection du cercle caudal avec l'axe II de l'embryon et l'arc dorso-céphalique circulaire (arc $\gamma\ \delta$), dont le centre (*D*) est à mi-longueur de l'axe III.

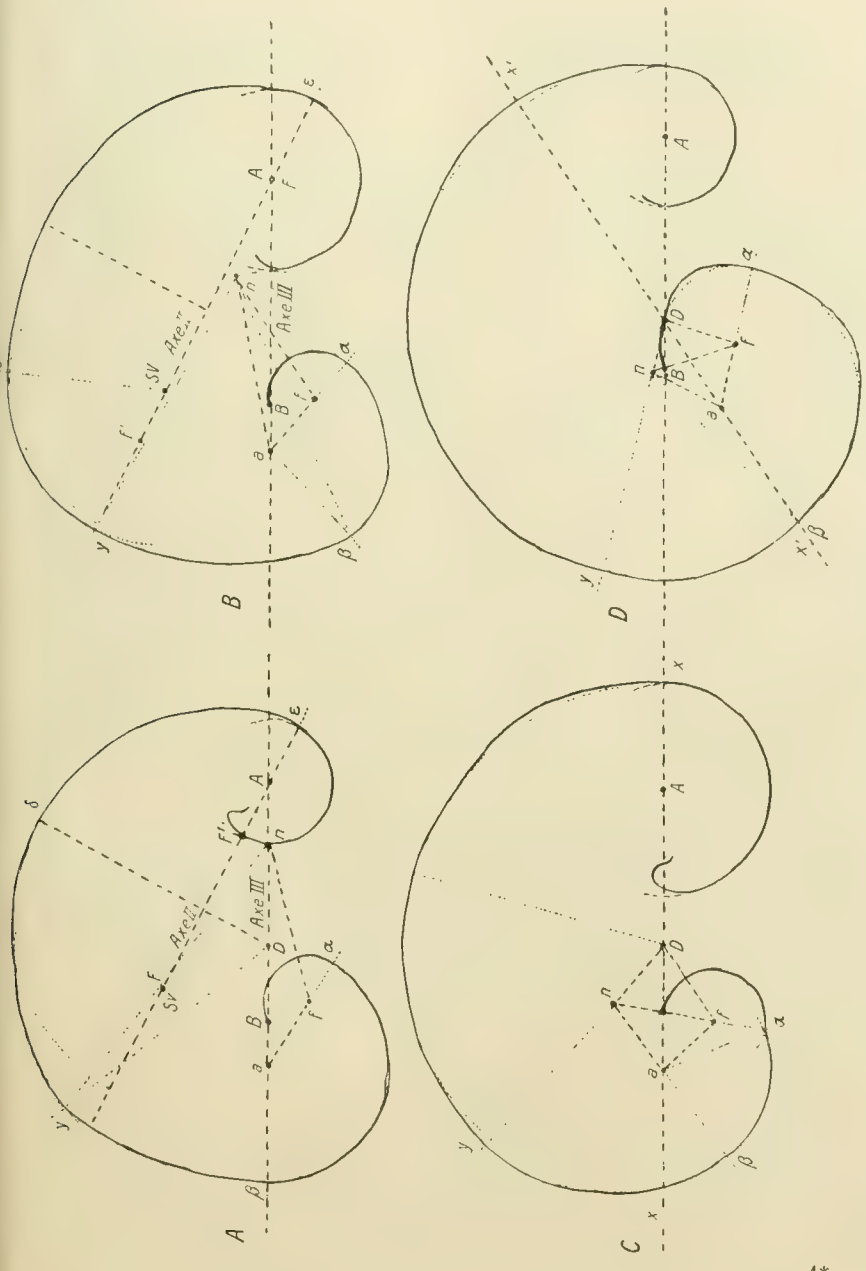

Fig. 26. — Courbes embryotectoniques spéciales.
A. — Embryon Broman NT. 11. Long. 3,0 mm. *B*. — Embryon Hertwig-Ingalls NT. 13. Long. 4,9 mm. *C*. — Embryon Keibel 112 NT. 16. Long. 5,5 mm. *D*. — Embryon Meyer 318 NT. 18. Long. 5,0 mm. Spire céphalique définitive: *f* centre de l'arc frontal (*B α*). — *a* centre de l'arc apical (*α β*). — *n* centre de l'arc nucal (*β γ*). *A* point allantoïdien, centre du cercle caudal. — *B* point buccal. — *S V* sinus veineux du cœur. Fig. *A* et *B*. — *F'* et *F* foyers de l'ellipse dorso-caudale (*δ ε*). — *D* centre de l'arc dorso-céphalique (*γ δ*). Fig. *C* et *D*, — *xx* et *x'x'* axes de comparaison des deux embryons. — *D* centre de l'arc dorsal.

Chez l'embryon INGALLS (étudié sur le dessin des Normentafeln de KEIBEL) la courbure dorsale est plus ou moins analogue (fig. 26 *B*): *L'arc dorso-caudal* (arc $\delta\ \varepsilon$), qui représente ici les trois-quart de la courbe dorsale, est un arc d'ellipse, dont le grand axe ($2a$) est l'axe II de l'embryon et dont l'excentricité est telle que le foyer caudal (F) coïncide avec le centre du cercle caudal (A). Le rapport des demi-axes de symétrie est:

$$b : a = 3 : 4,$$

comme chez l'embryon BROMAN. L'arc *dorso-céphalique* (arc $\gamma\ \delta$), est un arc de cercle dont le centre est le sinus veineux ($S\ V$); cet arc, relativement court, sert d'intermédiaire entre l'ellipse dorsale et l'arc nucal de la spire céphalique qui est très large.

L'embryon HIS R (fig. 27 *B*) a les mêmes caractéristiques; sa courbure dorsale se décompose en deux arcs: 1. Un arc elliptique *dorso-caudal* (arc $\delta\ \varepsilon$), dont le foyer F' est le centre du cercle caudal (A) et dont les axes de symétrie obéissent au rapport:

$$b : a = 3 : 4;$$

il a donc les mêmes valeurs géométriques que l'arc elliptique dorso-caudal des embryons INGALLS et BROMAN; cependant chez ces deux derniers, la grandeur du grand axe de symétrie égale la longueur de l'embryon, tandis que chez l'embryon HIS R le grand axe de symétrie de l'ellipse dorsale est plus long que l'embryon. 2. Un arc de cercle *dorso-céphalique* (arc $\gamma\ \delta$), dont le centre se confond avec le centre de symétrie de l'ellipse (D).

Chez les embryons KEIBEL 112 et MEYER 318 (fig. 26 *C* et *D*), la courbure dorsale est plus simple et plus serrée, elle tend à un demi-cercle complet dont le centre (D) est à mi-longueur de l'axe de l'embryon passant par le centre du cercle caudal (A) et le point buccal (B).

L'embryon LEYDING (fig. 28 *A*) présente un modelage semblable, avec cette remarque que l'arc nucal (arc $\beta\ \gamma$) empiète de 30° environ sur la courbure dorsale demi-circulaire, comme du reste chez l'embryon KEIBEL 112.

Les embryons BRAUS et HIS *a* ont une courbure dorsale, divisible en deux arcs de cercle, dont les rapports sont inverses chez les deux embryons:

Chez l'embryon BRAUS (fig. 28 *B*) la courbure dorsale comprend: 1. Un arc *dorso-caudal* (arc $\delta\ \varepsilon$) de 115° environ, dont le rayon (r_2) mesure la demi-longueur de l'embryon, comme dans les embryons précédents; 2. un arc *dorso-céphalique* (arc $\gamma\ \delta$), de rayon plus court (r_1). Le rapport entre les deux rayons est exprimé par l'équation:

$$r_1 : r_2 = 4 : 5.$$

Chez l'embryon HIS *a* (fig. 27 *A*), les relations sont inverses: c'est-à-dire que le rayon dorso-céphalique est plus long que le rayon dorso-caudal; l'arc *dorso-céphalique* se continue ici directement avec l'arc nucal et forme avec lui un arc de 180° environ (arc $\beta\ \delta$); leur rayon commun (r_1) mesure la demi-

longueur de l'embryon, tandis que l'arc dorso-caudal (arc $\delta\,\varepsilon$) est de rayon plus court (r_2). Leur rapport entre les deux rayons correspond à la formule:

$$r_1 : r_2 = 6 : 5.$$

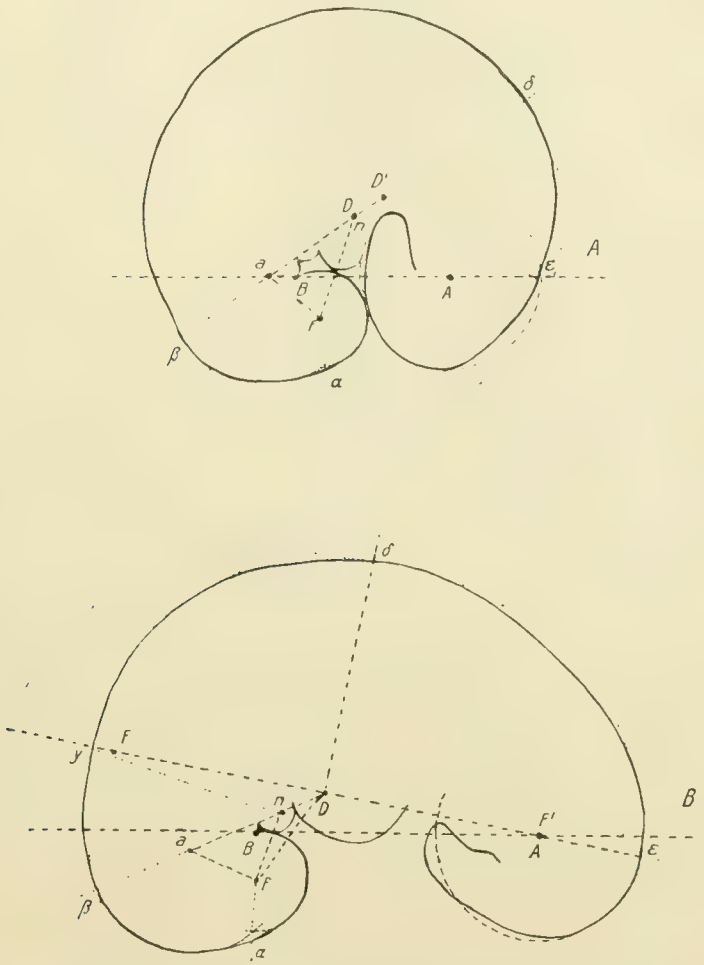

Fig. 27. — Courbes embryotectoniques spéciales.
A. — Embryon His *α* (Nt. de His No. 7). Long. 4,0 mm. *B.* — Embryon His R (Nt. de His No. 8). Long. 5,5 mm. Fig. *A.* — *D* et *D'* centres des arcs dorsaux. Fig. *B.* — *F* et *F'* foyers de l'ellipse dorso-caudale ($\delta\,\varepsilon$). — *D* centre de l'arc dorso-céphalique ($\gamma\,\delta$). Les autres lettres comme dans les figures précédentes.

Les embryons Braus et His *α*, avec leur inégalité de rayons dorsaux ne sont que des variations sur le principe fondamental d'une courbure dorsale demi-circulaire, dont le diamètre égale la longueur de l'embryon, courbure réalisée, comme nous l'avons vu, chez les embryons Keibel 112, Meyer 318 et Leyding.

L'embryon Piper (fig. 31) apporte un fait nouveau; l'allongement caudal,

en se poursuivant, a modifié la courbure dorso-caudale en la ramenant à un type d'apparence plus primitive. La courbure dorsale se subdivise de nouveau en deux arcs: 1. *l'arc dorso-céphalique*, circulaire, se continue avec l'arc nucal et forme avec lui un arc de 180° (arc $\beta\ \delta$), dont le rayon est encore exactement de même longueur que le rayon dorsal de l'embryon KEIBEL 112; 2. *l'arc dorso-caudal* (arc $\delta\ \varepsilon$) est un arc elliptique, dont le grand axe de symétrie passe par le centre caudal (A) et le stomeum (B), mais est plus long que l'embryon; le foyer céphalique (F) est situé à peu près à mi-longueur de l'arc dorso-céphalique; le rapport des axes de symétrie de cette nouvelle ellipse dorsale est approximativement:

$$b : a = 3 : 4 .$$

Ainsi chez cet embryon, la région correspondant à la courbure dorsale demi-circulaire de l'embryon KEIBEL 112, par exemple, a été repoussée dans le sens céphalique et entraînée par la flexion de la tête, de telle sorte qu'elle constitue maintenant la région nucale et cervicale de l'embryon; derrière elle, une nouvelle région et une nouvelle courbe se sont dessinées (comparer la position des axes *xx* chez les embryons KEIBEL 112 [fig. 26 *C*] et PIPER [fig. 31]). Nous reviendrons sur ce point de vue avec la discussion de la spire céphalique.

Chez l'embryon GAYLORD (fig. 33 *A*), le modelage intérieur a retenti davantage sur la forme extérieure; la courbure dorsale est plus complexe; elle se décompose en deux ou trois arcs de cercle, selon les limites qu'on lui donne: 1. *l'arc nucal* (arc $\beta\ \gamma$) empiète largement sur la région dorsale et forme la première partie, cervicale, de la courbure dorsale; 2. *l'arc dorsal médian*, qui lui fait suite (arc $\gamma\ \delta$) a pour centre (D) le centre frontal de la spire céphalique; 3. *l'arc dorso-caudal* a son centre en un point (D'), situé au tiers de la distance, séparant le point buccal (B) du centre (A) du cercle caudal. Le rayon dorso-caudal (r_2) est par ce fait un peu plus court que le rayon dorsal moyen (r_1); leur rapport est approximativement:

$$r_1 : r_2 = 7 : 5 .$$

Chez l'embryon HOCHSTETTER Chr. I, (fig. 33 *B*) on retrouve des relations semblables, *l'arc nucal* se prolonge jusqu'à la région cervicale, en un arc dorso-céphalique ou mieux *cervico-nucal*; 2. *l'arc dorsal médian* (arc $\gamma\ \delta$) de rayon très long, a pour centre (D) un point qui est la projection circulaire du point buccal (B) sur l'arc apical de la spire céphalique; 3. *l'arc dorso-caudal* est de rayon plus court, son centre est situé sur l'axe de l'embryon, passant par le point buccal (B) et le centre du cercle caudal (A). Le rapport entre les rayons des arcs dorsal médian (r_2) et dorso-caudal (r_2) est approximativement:

$$r_1 : r_2 = 5 : 3 .$$

L'affaiblissement de cette proportion est due avant tout à l'allongement du rayon dorsal médian et indique que le mouvement de déflexion, ébauché

déjà chez l'embryon Gaylord par la réapparition d'un arc dorsal médian, de rayon allongé, s'est continué chez l'embryon Hochstetter Chr. I.

Dans les deux derniers embryons du groupe, embryons Keibel NT. 23 et Bäcker, la courbure dorsale (fig. 37 *A* et *B*) est formée d'une série d'arcs très

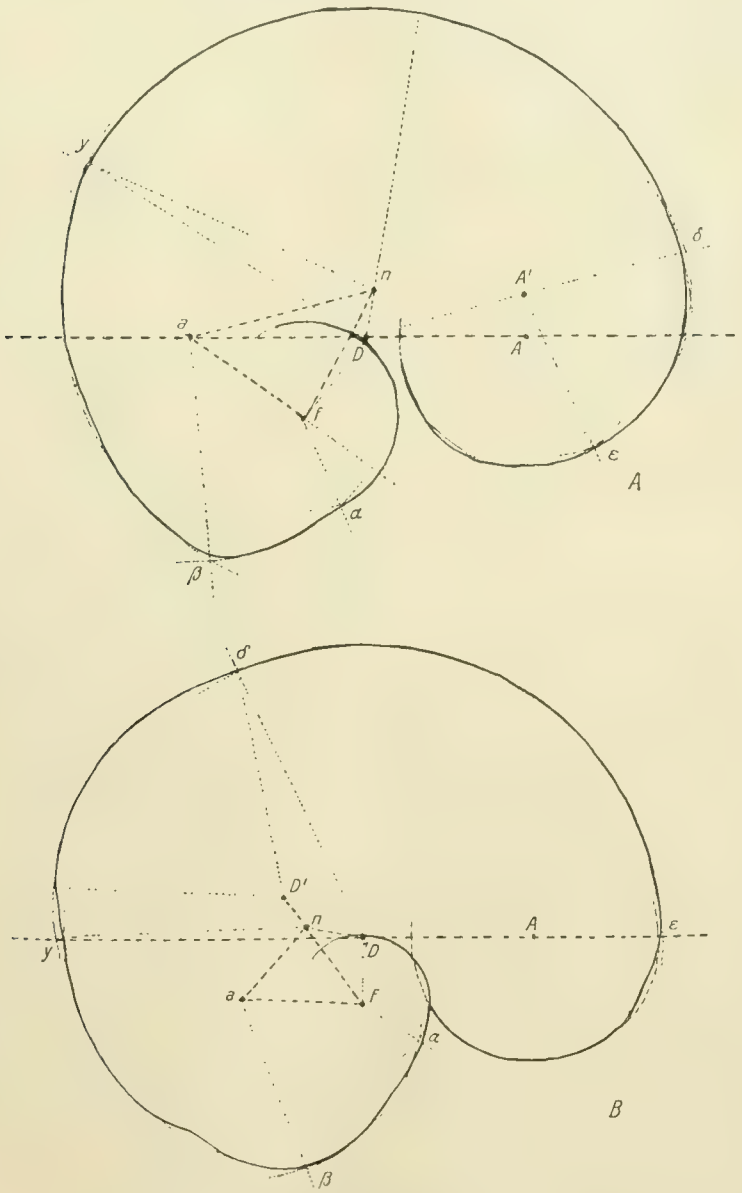

Fig. 28. — Courbes embryotectoniques spéciales.

A. — Embryon Leyding NT. 24. Long. 6,5 mm. (d'après Keibel, Norment.). *B*. — Embryon Hochstetter-Braus. Long. 6,0 mm. (d'après une photographie d'Hochstetter). Fig. *A*. — *A* et *A'* centres des arcs caudaux. Fig. *B*. — *D* et *D'* centres des arcs dorsaux. Les autres lettres comme dans les figures précédentes.

irréguliers, en valeur géométrique et sans rapport apparent les uns avec les autres.

Ainsi, la courbure dorsale présente une grande variabilité au cours de la troisième période du développement; peu d'embryons sont entièrement semblables, cette variété de détails opposée à la constance observée à la période précédente, tient à deux faits:

1. L'étude d'embryons plus nombreux a révélé les variations individuelles que nous soupçonnons dans la deuxième période, sans pouvoir les mettre en évidence, vu le petit nombre d'embryons de ces stades.

2. Pendant la troisième période de développement, les processus de modelage locaux, des divers organes ou régions, se définissent toujours mieux. Auparavant, le développement avait fourni l'ébauche, le moule commun de la forme embryonnaire; maintenant, le modelage local crée le détail individuel; chaque région acquiert plus ou moins rapidement sa valeur personnelle et de leur ensemble naît une forme, qui obéit toujours à un processus général, mais ce processus est légèrement masqué par les modelages organiques individuels et locaux.

Le processus général, dont l'idée se dégage de cette étude du modelage dorsal du troisième groupe est celle d'une sorte *d'oscillation de l'enroulement spiral du dos* et d'une sorte de *rythme dans la croissance de l'embryon.*

Les embryons les plus jeunes de ce groupe (Broman et Ingalls), marquent une période de croissance active, qui fait suite, au début de l'enroulement spiral; leur courbure est encore large d'allure et composée dans la région caudale d'arcs elliptiques.

Les embryons suivants (Keibel 112 et Meyer 318) grandissent moins rapidement; leur spire dorsale se resserre peu à peu et tend dans la région dorsale au demi-cercle parfait.

De nouveau, une poussée caudale projette le demi-cercle dorsal vers la tête et engendre un nouvel arc dorso-caudal, elliptique de nouveau, et d'excentricité relativement forte (embryon Piper; $b : a = 3 : 4$).

Enfin, chez les embryons les plus âgés du groupe (Hochstetter Chr. I, etc.), la croissance se ralentit encore une fois, tandis que le modelage s'accélère; l'arc dorso-caudal s'est resserré: son ellipse a diminué d'excentricité et s'est transformée en cercle; l'arc dorso-céphalique s'est adapté, suivant les besoins de l'organogénèse.

Ainsi, à chaque phase d'allongement correspond un ou plusieurs arcs d'ellipse, localisés sur la zone de croissance maximale, la région caudale; le modelage reprend-il? Cet arc primaire tend à se transformer graduellement en arc de cercle, en diminuant peu à peu son excentricité. Les autres formes ne sont guère que des variations sur ce thème: les unes par exagération, les autres par diminution de l'enroulement.

3. *Modelage de la tête de l'embryon.*

Chez tous les embryons de ce groupe, la courbure céphalique tend à décrire, comme dans les stades précédents, une spire composée de trois arcs (nucal, apical et frontal), dont les rayons croissent selon une progression régulière. Le resserrement plus ou moins étroit de la spire fait seul varier la valeur relative de ces rayons, valeur qui oscille de $^2/_3$ à 1, pour le rayon frontal et par rapport au rayon du cercle caudal (R_c).

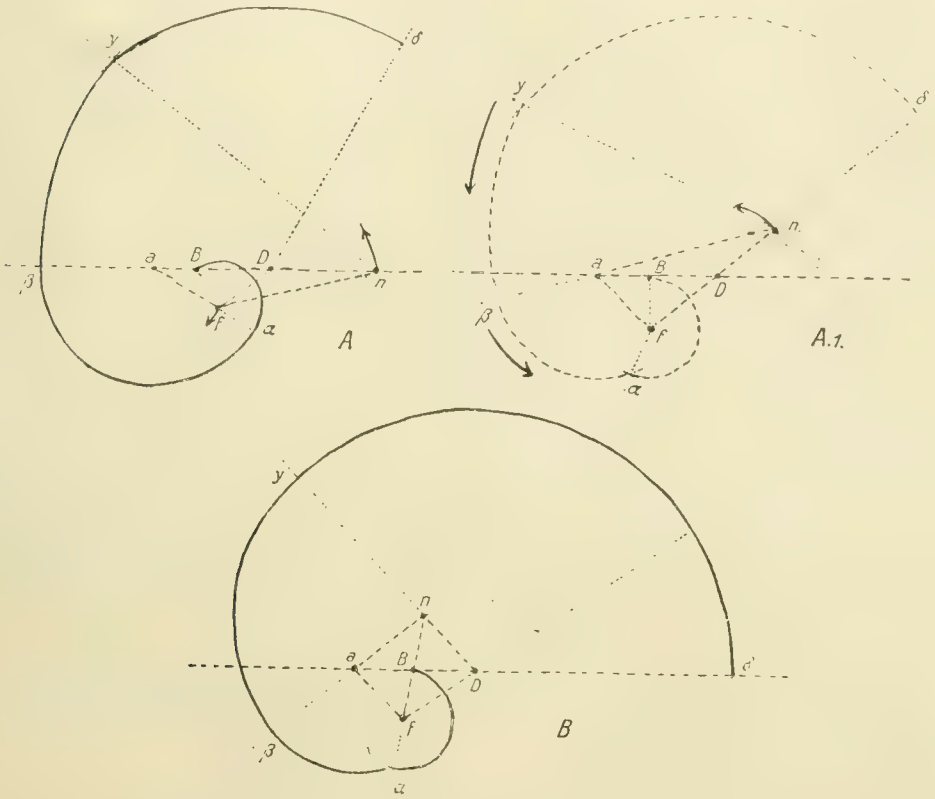

Fig. 29. — Schémas du mécanisme de la transformation de la spire dorso-céphalique, du stade Broman au stade Keibel 112.
Fig. *A*. — Schéma de la tête de l'embryon Broman. Fig. *B*. — Schéma de la tête de l'embryon Keibel 112. Fig. A_1. — Schéma intermédiaire. *B*, *f*, *a*, *n* et *D* comme dans les figures précédentes. *Rem.:* Révolution du centre *n* autour des centres *f* et *D*.

Chez l'embryon Broman (fig. 23 *B* et 26 *A*), le stade ultime de la deuxième période de développement, les rayons de la spire céphalique définitive tendent à une progression géométrique, comme:

$$r_f : r_a : r_n = 1 : 3 : 9 .$$

Deux des centres, ceux des arcs nucal et apical, sont situés sur l'axe III de l'embryon, qui forme la base d'un triangle dont le centre frontal est le sommet.

Dans l'embryon Keibel 112 (fig. 26 *C*), la spire céphalique a de nouveau une partie des relations qu'elle avait chez les embryons beaucoup plus jeunes

(Pfannenstiel III et Meyer 300). Les rayons de ses trois arcs tendent à une progression géométrique, comme:

$$r_f : r_a : r_n = 1 : 2 : 4 .$$

Leurs valeurs relatives sont: rayon frontal, $^1/_2$; rayon apical 1; rayon nucal 2; soit:

$$r_f = \frac{R_c}{2}; \quad r_a = R_c; \quad r_n = 2\,R_c.$$

Les trois arcs céphaliques forment, avec l'arc de cercle dorsal, une spire à quatre centres, inscrite autour d'un quadrilatère, dont le stomeum (*B*) est le pôle. Deux des centres sont situés sur l'axe III de l'embryon, passant par le centre caudal (*A*) et le stomeum (*B*); ce sont les centres dorsal (*D*) et apical (*a*) disposés symétriquement, par rapport au stomeum (*B*). Les deux autres centres, nucal (*n*) et frontal (*f*), sont situés, l'un dorsalement, l'autre ventralement, de l'axe III; ils sont du reste aussi tous deux symétriques par rapport au stomeum (*B*); ce groupement des centres de la spire dorso-céphalique est donc tel, que l'axe III est une diagonale du quadrilatère dont ils sont les sommets.

L'embryon Ingalls (fig. 26 *B*), tel que le dessine Keibel dans ses Normentafeln, constitue le stade intermédiaire, montrant la transformation de la spire céphalique à progression géométrique, 1 : 3 : 9, de l'embryon Broman, en une spire à progression géométrique, 1 : 2 : 4, comme chez l'embryon Keibel 112. Les valeurs des rayons de la spire céphalique de l'embryon Ingalls sont en effet les unes vis-à-vis des autres dans une relation s'exprimant:

$$r_f : r_a : r_n = 2 : 5 : 13;$$

ce qui n'est pas une progression simple, mais représente les valeurs moyennes entre les deux progressions des embryons Broman et Keibel 112 comme l'indique le tableau ci-dessous:

Embr. Broman:	rapport,	1 : 3 : 9 ou 2 : 6 : 18.
Embr. Ingalls:	rapport,	2 : 5 : 13.
Embr. Keibel 112:	rapport,	1 : 2 : 4 ou 2 : 4 : 8.

Les centres apical et frontal ont les mêmes situations relatives chez l'embryon Ingalls que chez l'embryon Broman, c'est-à-dire que le centre apical est sur le prolongement de l'axe III. Le centre nucal (*n*) est par contre déplacé dans le sens dorsal; situé sur l'axe III chez l'embryon Broman, il est reporté sur l'axe II chez l'embryon Ingalls (fig. 26 *B*).

Les spires céphaliques des embryons Broman, Ingalls et Keibel 112 sont donc de construction analogue, mais avec une exagération graduelle de la flexion ventrale, qui se traduit avant tout par le raccourcissement du rayon nucal.

Il est possible de reconstituer graphiquement le mécanisme de ce raccour-

cissement; il consiste en une révolution du centre nucal (*n*) autour du centre dorsal (*D*). Le mouvement se décompose schématiquement de la façon suivante (fig. 29): 1. l'allongement du rayon frontal (*B f*) a tout d'abord pour conséquence l'ouverture de l'angle *D a f*; 2. en même temps, le centre nucal

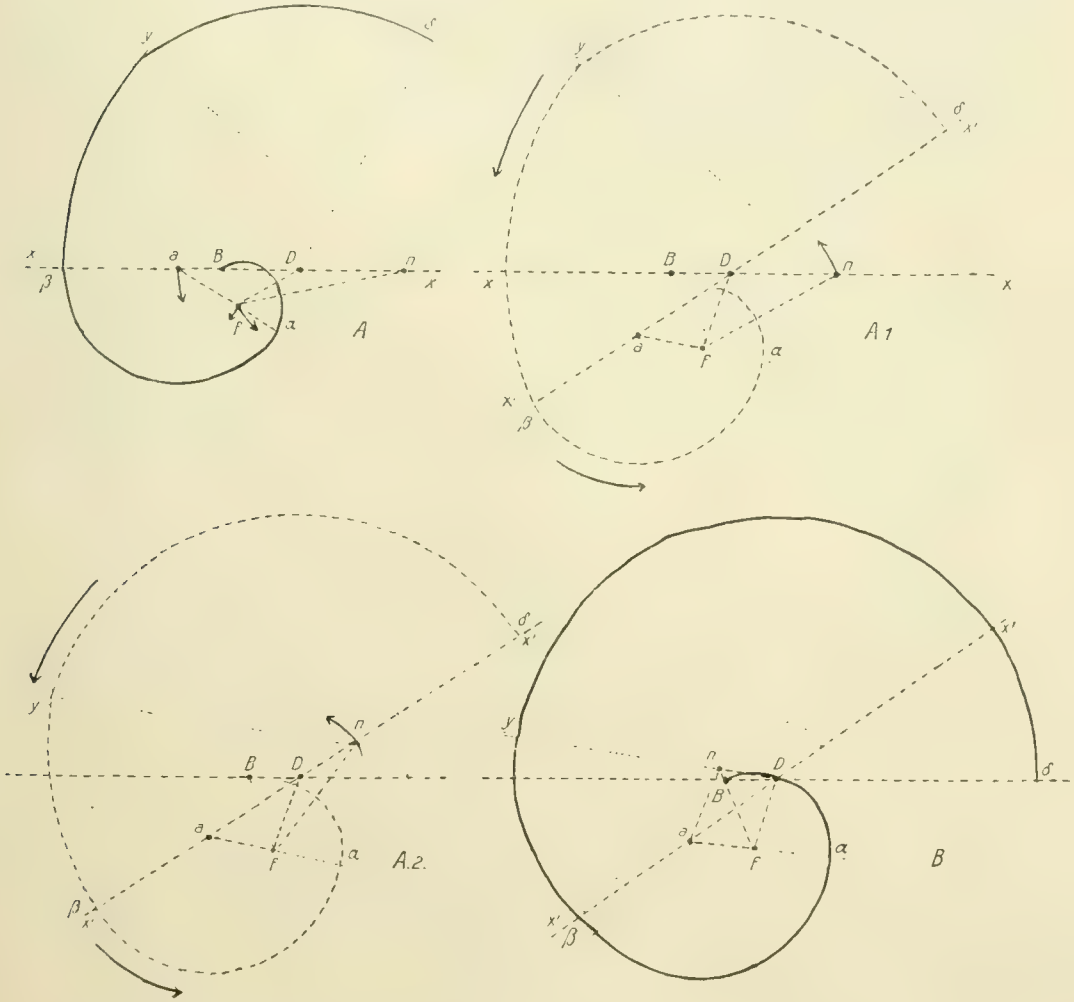

Fig. 30. — Schémas du mécanisme de la transformation de la spire dorso-céphalique, du stade Broman au stade Meyer 318.

Fig. *A*. — Schéma de la tête de l'embryon Broman. Fig. *B*. — Schéma de la tête de l'embryon Meyer 318. Fig. A_1 et A_2. — Schémas intermédiaires. *xx* et *x'x'* axes de comparaison. *Rem.:* 1. Flexion de la tête (A_1); 2. Révolution du centre *n* autour des centres *f* et *D* (A_2 et *B*).

(*n*) exécute un premier mouvement de rotation autour du sommet frontal (*f*), ce qui l'amène sur le prolongement de la ligne unissant ce même centre frontal (*f*) au centre dorsal (*D*) (fig. 29 *A*, *f*, *D*, *n*); 3. l'enroulement de la tête augmente; la révolution du centre nucal (*n*) continue, mais autour d'un nouveau centre, le centre dorsal (*D*), qui agit ici, comme s'il avait brisé le rayon du mouvement

de rotation initial. Le centre nucal arrive ainsi à la position qu'il occupe chez l'embryon KEIBEL 112 (fig. 29 *B*).

Pendant cette révolution du centre nucal, dont les conséquences ont été les raccourcissements: premièrement du rayon nucal et secondairement du rayon apical, l'arc dorsal s'est élargi peu à peu et a passé de 70° à 135° environ.

Remarquons, enfin, que le stade schématisé par la fig. 29 A_1 correspond au stade représenté par l'embryon INGALLS, dont il se distingue cependant, par la courbure dorsale qui est circulaire dans notre schéma, elliptique chez l'embryon INGALLS; question de variations individuelles.

Des relations un peu différentes existent chez l'embryon MEYER 318; la spire s'est resserrée dans son ensemble (fig. 26 *D*). L'extension de l'arc dorsal a modifié la position du quadrilatère céphalique, que nous avons décrit chez l'embryon KEIBEL 112; l'axe III n'est plus une diagonale du quadrilatère, mais tend à être un de ses petits côtés; le centre apical est reporté dans le sens ventral, par rapport au même axe III. L'extension de l'arc dorsal et le déplacement des centres de la spire céphalique ont eu pour première conséquence que: la croissance des rayons céphaliques tend à une progression arithmétique, comme:

$$r_f : r_a : r_n = 1 : 2 : 3;$$

ce qui indique un raccourcissement du rayon nucal.

Le cercle caudal est aussi plus petit; son rayon (R_c) est d'environ $^1/_3$ plus court que chez l'embryon KEIBEL 112; la queue a été plus fortement déjetée latéralement. Les valeurs relatives de la spire céphalique sont exprimées approximativement par la progression elle-même (1, 2, 3):

$$r_f = R_c; \quad r_a = 2\,R_c; \quad r_n = 3\,R_c.$$

Malgré ces différences, la construction de la spire est analogue chez les embryons KEIBEL 112 et MEYER 318; cette analogie devient évidente, si l'on prolonge, chez l'embryon MEYER 318, la diagonale du quadrilatère céphalique, unissant les centres dorsal et apical et correspondant à l'axe III de l'embryon KEIBEL 112.

Cette analogie est encore soulignée par l'étude graphique du mécanisme de la formation de la spire céphalique de l'embryon MEYER 318, à partir du stade représenté par l'embryon BROMAN. Le mouvement se décompose schématiquement (fig. 30) en une série de phases semblables à celles qui ont créé la tête de l'embryon KEIBEL 112 (comparer les fig. 29 et 30); elles sont précédées d'une révolution préparatoire des centres apical (*a*) et frontal (*f*) autour du centre dorsal (*D*), de telle sorte que le centre apical s'est écarté de 35° environ de sa position primitive sur l'axe III de l'embryon (fig. 30 A_1).

Pour le reste, le modelage est le même que pour l'embryon KEIBEL 112; il y a: 1. allongement du rayon frontal et ouverture de l'angle *B a f* (fig. 30 A_1);

2. rotation du centre nucal (*n*) autour du centre frontal (*f*), jusqu'à ce qu'il soit sur le prolongement de la ligne, unissant les centres apical (*a*) et dorsal (*D*) (fig. 30 A_2); 3. rotation du même centre nucal (*n*) autour du centre dorsal (*D*) jusqu'à sa position définitive, sur la ligne passant par le centre frontal (*f*) et le point buccal (*B*) (fig. 30 *B*).

On le voit donc, abstraction faite de la phase préparatoire, qui a modifié la position primitive des centres apical et frontal, le reste du modelage est semblable, chez les deux embryons KEIBEL 112 et MEYER 318. Les différences qui caractérisent leurs deux spires céphaliques ne sont que des variations in-

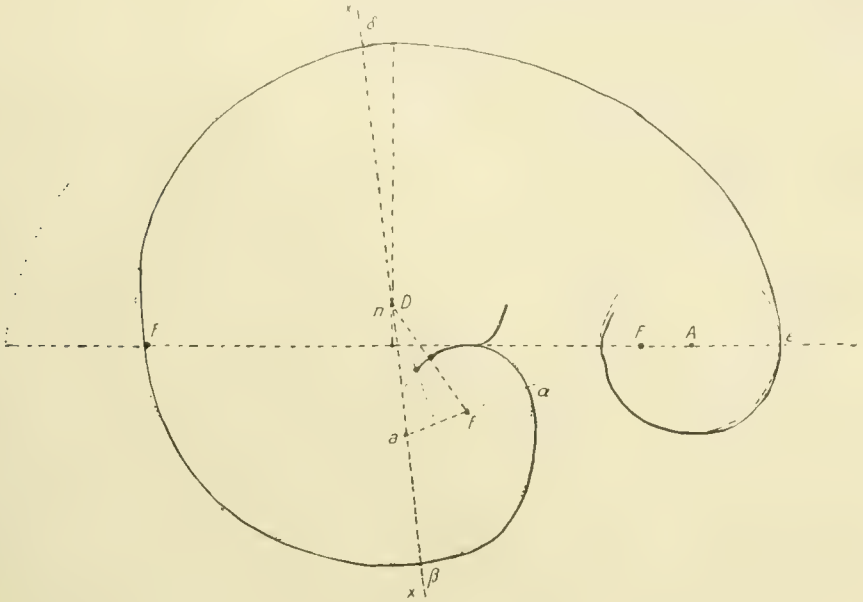

Fig. 31. — Courbes embryotectoniques spéciales. Embryon KEIBEL-PIPER NT. 22. Long. 6,8 mm. (d'après un dessin de PIPER).

xx axe de comparaison avec l'embryon KEIBEL 112 (fig. 26 *C*). *F* et *F'* foyers de l'ellipse dorso-caudale (δ ε). Les autres lettres comme dans les figures précédentes.

dividuelles et ne touchent aucunement à la similitude fondamentale de leur construction.

La variation réside toute dans le fait d'une extension plus grande de l'arc dorsal et d'un rétrécissement des arcs nucal et frontal chez l'embryon MEYER 318, comme le montre le tableau ci-dessous; l'arc apical a gardé sensiblement la même ouverture qu'au stade BROMAN:

	Embr. KEIBEL 112	Embr. MEYER 318
arc frontal (*B α*)	180°	120°
arc apical (*α β*)	80°	135°
arc nucal (*β γ*)	80°	60°
arc dorsal (*γ δ*)	140°	165°

Chez les deux embryons, la spire céphalique définitive s'est modifiée en devenant la première partie d'une spire dorso-céphalique à quatre centres, enroulée plus étroitement chez l'embryon KEIBEL 112, plus largement chez l'embryon MEYER 318.

Ajoutons encore que tandis que chez l'embryon KEIBEL 112, la spire dorso-céphalique n'est pas encore une progression parfaite comme le montre la formule:

$$r_f : r_a : r_n : r_d = 1 : 2 : 4 : (5);$$

la spire dorso-céphalique de l'embryon MEYER 318 tend à une progression arithmétique complètement régulière:

$$r_f : r_a : r_n : r_d = 1 : 2 : 3 : 4.$$

Les mêmes relations que chez l'embryon MEYER 318 se retrouvent dans la spire céphalique de l'embryon BÄCKER ($r_f : r_a : r_n = 1 : 2 : 3$) cependant la petitesse relative de la tête, proportionnellement à un corps plus grand que normal, et le défaut de concordance entre la spire céphalique et la courbure dorsale nous engagent à regarder cet embryon comme certainement anormal.

Chez l'embryon PIPER (fig. 31), la spire céphalique, ou mieux cervico-céphalique, est construite sur un type un peu différent de prime abord, mais qui n'est en réalité que l'expression finale du modelage de la spire de l'embryon KEIBEL 112. Les centres dorsal (D) et nucal (n) sont confondus et forment le sommet d'un triangle isocèle, dont la base ($a\ f$) est la ligne unissant les centres apical (a) et frontal (f); la construction de ce triangle est telle que la base égale la moitié de chacun des deux autres côtés. L'arc nuco-cervical ($\beta\ \delta$) très large, est un demi-cercle complet (arc de 180°). Les arcs apical ($\alpha\ \beta$) et frontal ($B\ \alpha$) sont plus courts. Les trois rayons croissent selon une progression géométrique, qui est la même que celle de l'embryon KEIBEL 112:

$$r_f : r_a : r_{dn} = 1 : 2 : 4.$$

La spire céphalique de l'embryon PIPER peut être construite graphiquement à partir du stade KEIBEL 112 (fig. 32). La transformation d'une spire dans l'autre se borne à la révolution du centre dorsal (D) autour du centre apical (a). Ce qui a pour résultat (fig. 32 A_1 et A_2) d'allonger l'arc dorsal ($\gamma\ \delta$) au dépens de l'arc nucal ($\beta\ \gamma$) qui disparaît même, au moment où le centre dorsal (D) se trouve sur le prolongement de la ligne ($a\ n$) unissant les centres apical (a) et nucal (n) (fig. 32 A_2). A ce moment, le quadrilatère de la spire céphalique définitive a fait place au triangle isocèle de la spire dorso-céphalique ou mieux encore cervico-céphalique. Le modelage de la tête s'achève par un mouvement de rotation, de 60° environ, des centres apical (a) et frontal (f) autour du centre dorso-nucal ($D\ n$); ceci a pour effet d'étendre encore l'arc cervico-nucal et de reporter dans le sens ventral et caudal l'extrémité céphalique entière (fig. 32 B).

Il est à noter que le même résultat, la même forme de spire, sont obtenus graphiquement par des mouvements semblables à partir du stade représenté par l'embryon MEYER 318 (fig. 34); soit: par la révolution du centre dorsal (*D*) autour du centre nucal (*n*), au lieu du centre apical comme chez l'embryon

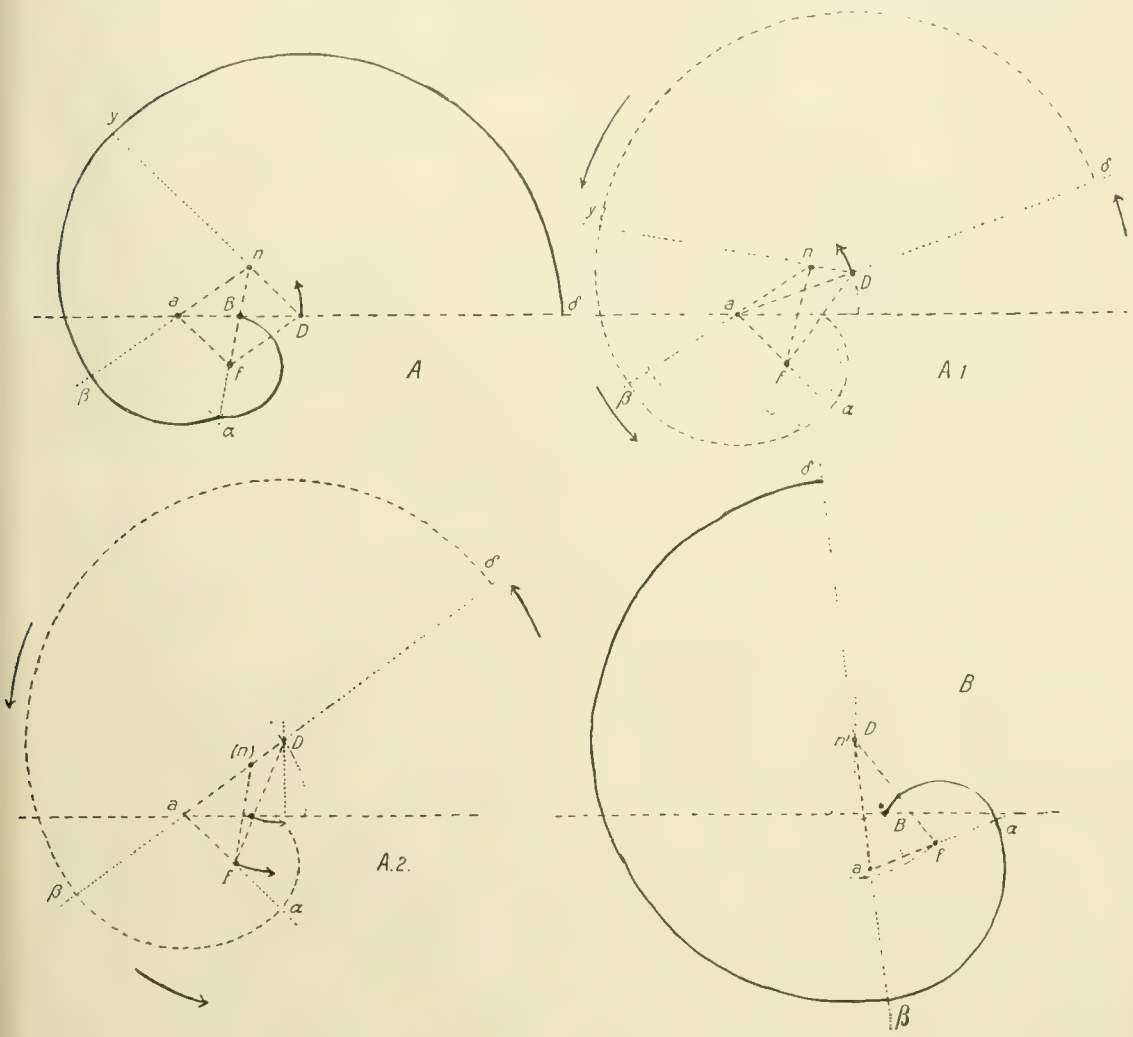

Fig. 32. — Schéma du mécanisme de la transformation de la spire dorso-céphalique, du stade KEIBEL 112 au stade PIPER.

Fig. *A*. — Schéma de la tête de l'embryon KEIBEL 112. Fig. *B*. — Schéma de la tête de l'embryon PIPER. Fig. A_1 et A_2. — Schémas intermédiaires. *B*, *f*, *a*, *n* et *D* comme dans les figures précédentes. *Rem.*: 1. Révolution du centre *D* autour du centre *a* (A_1 et A_2); 2. flexion ventrale de la tête (*B*).

KEIBEL 112 (fig. 32). Par cette rotation, l'arc nucal est entièrement absorbé par l'arc dorsal; la progression des rayons passe de:

$$r_f : r_a : r_n : r_d = 1 : 2 : 3 : 4 \quad \text{à} \quad r_f : r_a : r_{dn} = 1 : 2 : 4.$$

Ce fait nous est une preuve nouvelle que la différence observée entre les embryons KEIBEL 112 et MEYER 318 n'est pas fondamentale, mais n'est qu'une variation individuelle, développée à partir d'un stade commun et pouvant aboutir à un autre stade commun, par des mouvements analogues (comparer les fig. 32 et 34).

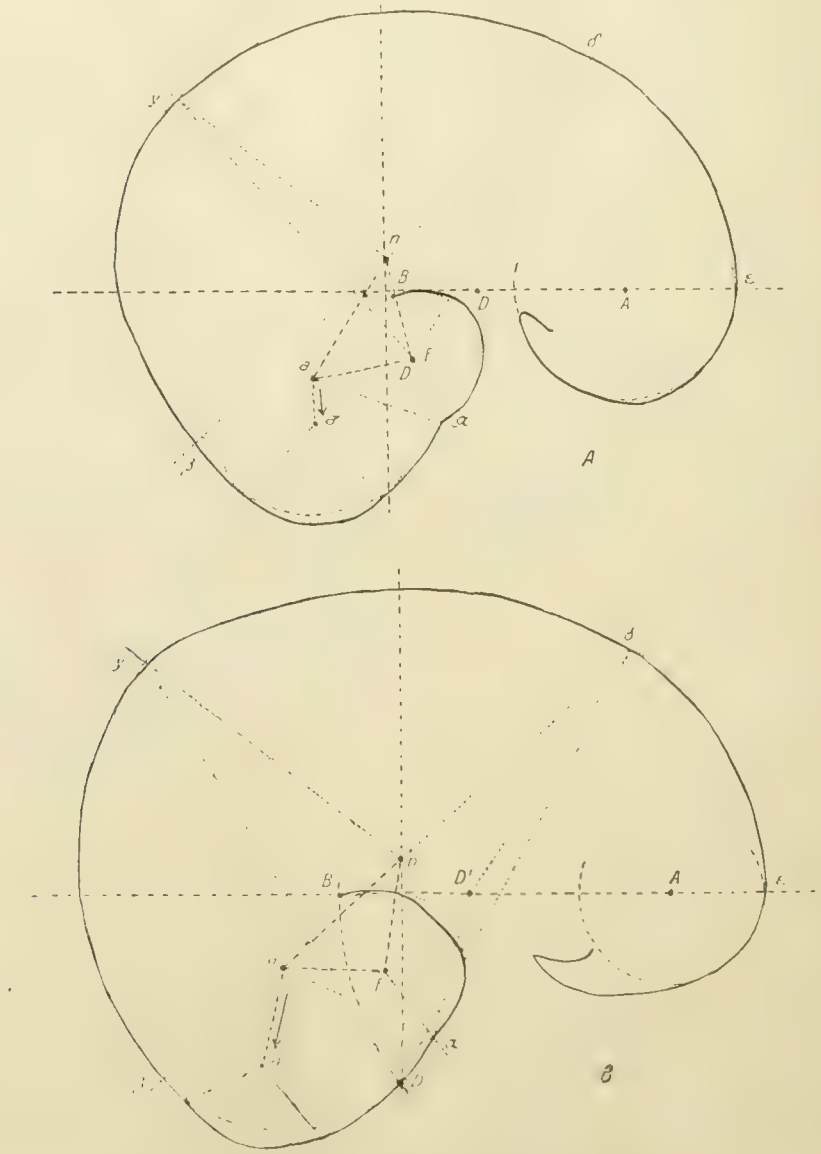

Fig. 33. — Courbes embryotectoniques spéciales.
A. — Embryon GAYLORD NT. 25. Long. 6,5 mm. (d'après KEIBEL, Norment.). *B*. — Embryon HOCHSTETTER Chr. I NT. 28. Long. 7,0 mm. (d'après KEIBEL, Norment.). *f* centre de l'arc frontal (*B α*). — *a* centre de l'arc apical (*α β*). *a'* centre de l'arc secondaire (déformation de l'arc apical par le mésencéphale). — *n* centre de l'arc nucal (*β γ*). — *D* et *D'* centres des arcs dorsaux (*γ δ* et *δ ε*). *Rem.:* Dans fig. *A* superposition des centres *f* et *D*.

L'embryon His *a* présente une tête construite de façon plus ou moins analogue à celle de l'embryon Piper (fig. 27 *A*). Les centres dorsal (*D*) et nucal (*n*) sont confondus; l'arc cervico-nucal est une demi-circonférence (arc

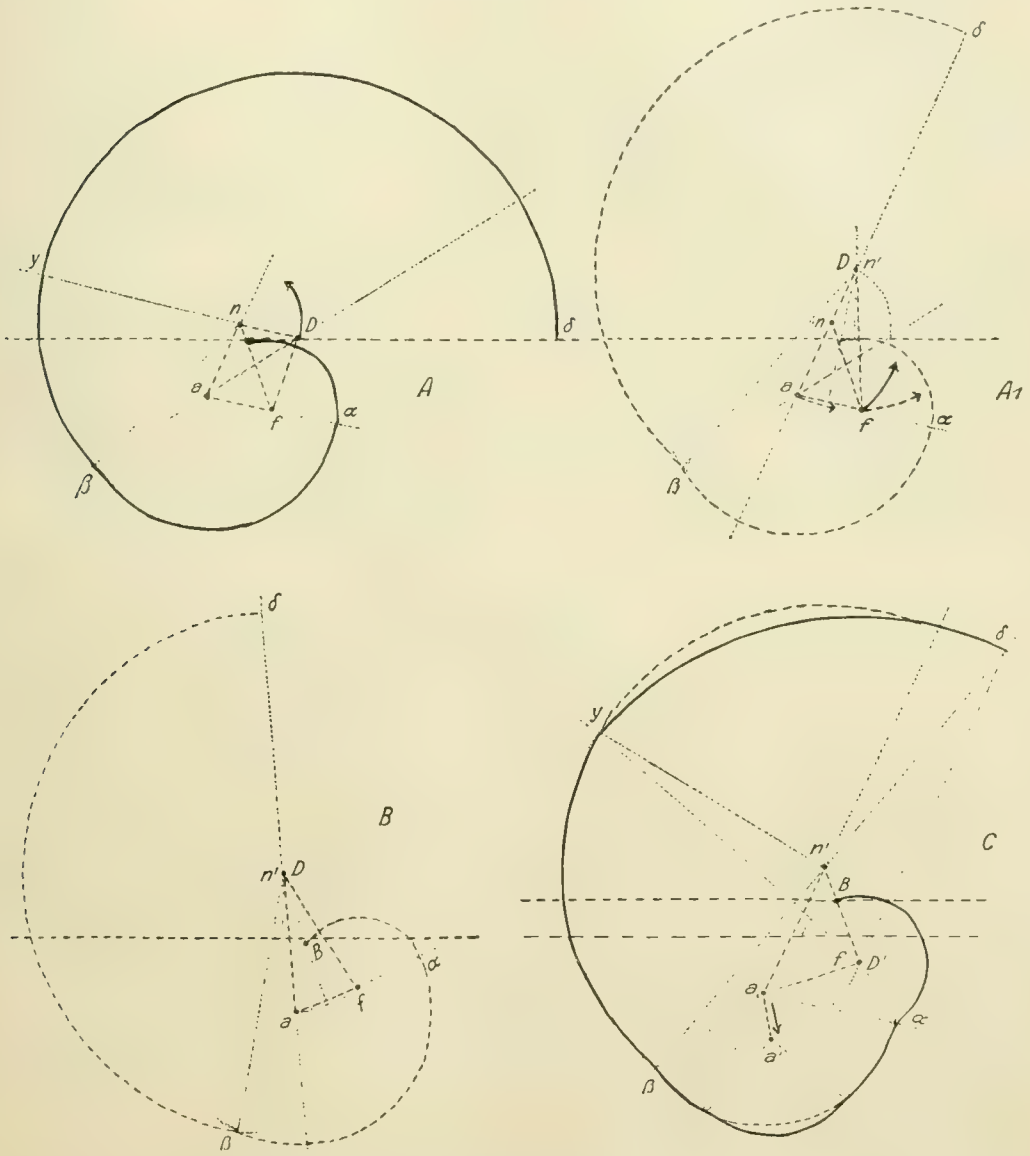

Fig. 34. — Schémas du mécanisme de la transformation de la spire dorso-céphalique, du stade Meyer 318 au stade Gaylord.

Fig. *A*. — Schéma de la tête de l'embryon Meyer 318. Fig. A_1. — Schéma intermédiaire. Fig. *B*. — Stade analogue à celui de l'embryon Piper. Fig. *C*. — Schéma de la tête de l'embryon Gaylord. *f*, *a*, *a'*, *n* et *D*, comme dans les figures précédentes. *n'* centre nucal et *D'* centre dorsal de l'embryon Gaylord. *Rem.:* 1. Révolution du centre *D* autour du centre *n* (A_1); 2. transformation du triangle isocèle *f a D* (*B*) en triangle rectangle *f a n'* (*C*).

$\beta\,\delta$); les trois centres forment un triangle isocèle dont la base est la ligne unissant les centres apical (a) et frontal (f); enfin les rapports entre les rayons sont progressifs et géométriques comme:

$$r_f : r_a : r_n = 1 : 2 : 4.$$

La différence entre les embryons Piper et His a réside toute dans la position du triangle dorso-céphalique, qui est encore celle du stade intermédiaire A_2, de notre construction graphique schématique (fig. 32 A_2). Le triangle isocèle n'a pas tourné autour de son sommet cervico-nucal ($D\,n$), empêché par l'enroulement plus considérable de la région caudale de l'embryon His a.

Chez l'embryon Gaylord NT. 25 (fig. 33 A), deux faits nouveaux ont déformé la spire céphalique: 1. la poussée du mésencéphale sur l'arc apical (arc $\alpha\,\beta$); 2. le début du mouvement de déflexion de l'embryon. La partie cervicale de l'arc nuco-cervical du stade précédent s'est élargie; elle est remplacée par un arc nouveau de grand rayon. La spire cervico-céphalique de l'embryon Gaylord se décompose ainsi en quatre arcs principaux, dont les centres forment un triangle isocèle rectangle. L'angle droit de celui-ci est occupé à la fois par le centre (f) de l'arc frontal (arc $B\,\alpha$) et le centre (D) de l'arc cervical ($\gamma\,\delta$), centres qui se sont superposés. Les rayons de la partie céphalique de la spire tendent à une progression géométrique régulière, comme:

$$r_f : r_a : r_n = 1 : 2 : 4.$$

La déformation de l'arc apical, sous l'influence du modelage cérébral, s'est localisée sur la partie distale de cet arc; à ce niveau, il s'est dessiné un arc de rayon de courbure plus court.

La spire céphalique de l'embryon Gaylord dérive directement de la spire céphalique du stade intermédiaire entre les embryons Meyer 318 et Piper (fig. 34), par un graphique très simple.

Le triangle isocèle primitif du stade A_1 est transformé en triangle isocèle rectangle du stade Gaylord, par la translation du centre frontal (f) selon un arc elliptique, dont les centres apical (a) et nuco-cervical ($D\,n'$) seraient les foyers; la ligne interfocale ($a\,n'$) devient l'hypoténuse du nouveau triangle. En même temps, l'embryon se défléchit: l'arc nuco-cervical se dissocie, son centre commun se décompose et un nouvel arc cervical se dessine autour d'un centre (D') confondu cette fois avec le centre frontal (f), comme nous l'avons dit plus haut (fig. 34 C).

La même transformation graphique est obtenue à partir du stade A_2, intermédiaire entre les embryons Keibel 112 et Piper (fig. 32 et 36); dans ce cas, la translation du centre frontal (f) et la transformation du triangle isocèle primitif en triangle isocèle rectangle du stade Gaylord (fig. 36 A_3) se compliquent d'un léger agrandissement du triangle et d'un mouvement général de flexion de 15° environ (fig. 36 B).

L'embryon Hochstetter Chr. I (fig. 33 B) est proche parent de l'embryon

GAYLORD; chez les deux, la région apicale est déformée et la région cervicale défléchie. Par suite de la croissance de l'embryon, les divers rayons de la spire se sont allongés tout en gardant les mêmes proportions:

$$r_I : r_{II} : r_{III} = 1 : 2 : 4.$$

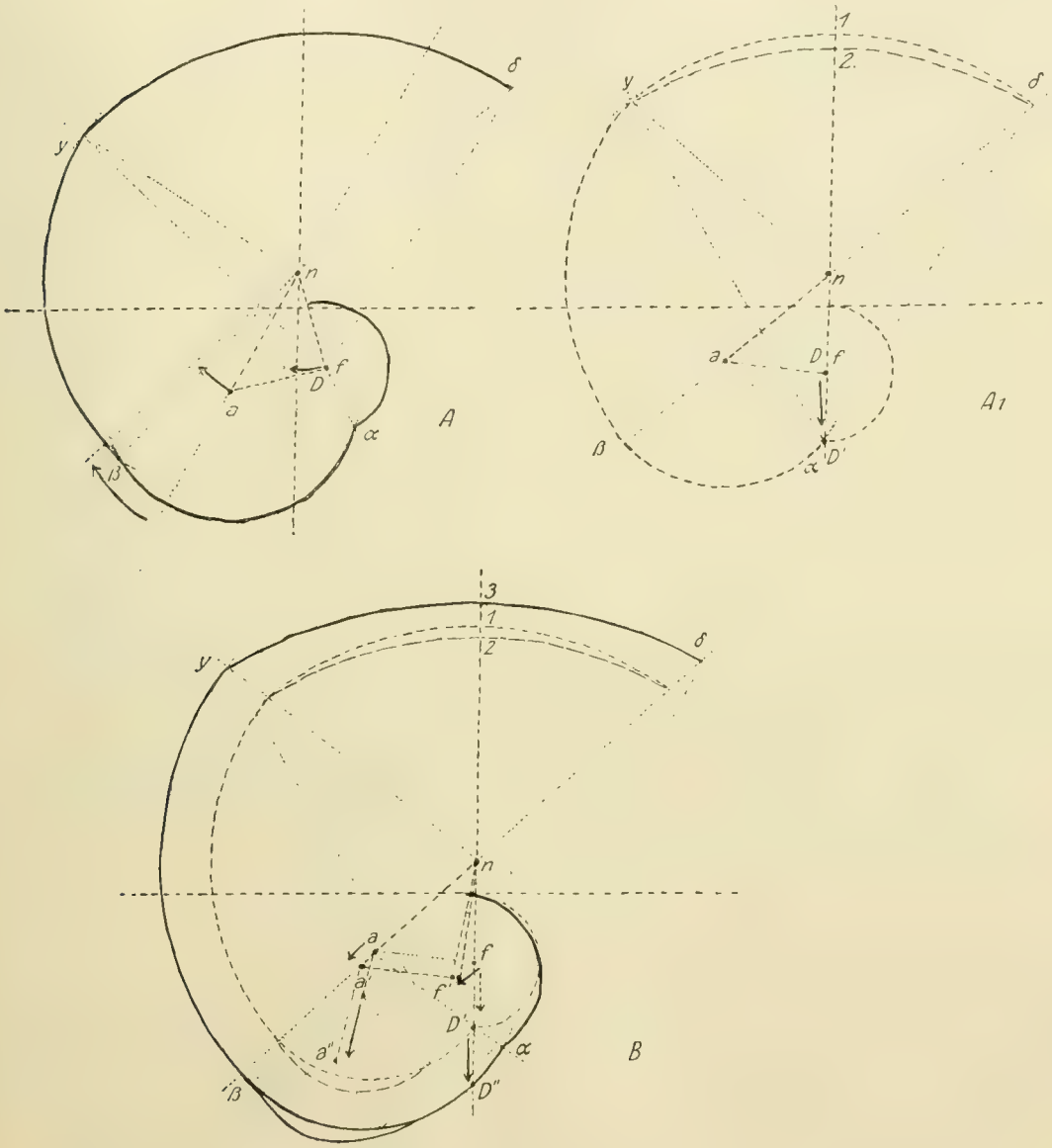

Fig. 35. — Schémas du mécanisme de la transformation de la spire cervico-céphalique, du stade GAYLORD au stade HOCHSTETTER Chr. I.

Fig. *A*. — Schéma de la tête de l'embryon GAYLORD. Fig. A_1. — Schéma intermédiaire. Fig. *B*: 1. —— Schéma de la tête de l'embryon HOCHSTETTER Chr. I. 2. ---- Schéma A_1. — *f*, *a*, *n* et *D*, comme dans les figures précédentes. *D*, *D'* et *D''* centres dorsaux (cervicaux) successifs (allongement du rayon des arcs $\gamma\,\delta$, stades 1, 2, 3.) *Rem.:* 1. Déflexion de la tête (A_1); 2. croissance de la tête (allongement des rayons de la spire), fig. *B*.

Du fait de l'allongement des rayons, le triangle dessiné par les trois centres frontal (*f*), apical (*a*) et nucal (*n*) n'est plus exactement rectangle.

La déformation de l'arc apical (arc $\alpha\,\beta$) sous la poussée du mésencéphale, est telle que l'arc secondaire (centre *a'*) est de rayon de moitié plus court et égale donc au rayon frontal. Enfin, l'accentuation de la déflexion de la tête a encore allongé le rayon de l'arc cervical (arc $\gamma\,\delta$) dont le centre (*D*) est maintenant situé sur l'arc apical, en un point, qui est la projection circulaire du point buccal (*B*).

Le modelage de la spire céphalique de l'embryon GAYLORD, en spire HOCHSTETTER Chr. I, réside tout entier dans un léger mouvement de déflexion de la tête (fig. 35 *A* et A_1) et dans l'allongement des divers rayons (fig. 35 *B*).

La spire céphalique de l'embryon HOCHSTETTER Chr. I dérive encore plus directement des stades intermédiaires entre les embryons KEIBEL 112 et GAYLORD (fig. 36 A_3). Tout le mécanisme se borne à la déformation du triangle rectangle par l'allongement des divers rayons de la spire, à la déflexion de l'arc cervical et à la déformation de l'arc apical (fig. 36 *C*).

En somme, les deux embryons GAYLORD et HOCHSTETTER Chr. I sont moins enroulés que l'embryon PIPER; leur développement, à partir de ce dernier stade nécessite un retour en arrière, jusqu'au stade intermédiaire de nos graphiques, par un mouvement de déflexion de la tête, pouvant valoir au total de 40° à 50° environ.

Les embryons HIS R, LEYDING et BRAUS, quoique proches parents des précédents par la forme de leur tête, ont cependant des spires céphaliques de construction un peu particulière.

L'embryon HIS R (fig. 27 *B*) est beaucoup moins étroitement enroulé que les autres embryons de ce groupe; sa spire céphalique est construite sur un triangle isocèle, presque rectangle au sommet frontal (*f*); les trois rayons frontal, apical et nucal obéissent à la progression:

$$r_f : r_a : r_n = 1 : 2 : 4.$$

Le centre dorso-céphalique (*D*) est situé sur le prolongement de la ligne unissant les centres apical (*a*) et nucal (*n*), de telle sorte que l'arc cervical (arc $\gamma\,\delta$) est de rayon relativement court; cet arc est assez étendu (arc de 90°), tandis que l'arc nucal (arc $\beta\,\gamma$) est étroit (arc de 40°). Au total, cette spire se rapprocherait d'une des formes dérivées de l'embryon KEIBEL 112 (fig. 32 A_2) et marquerait une sorte d'arrêt de développement dans l'enroulement de la tête.

Chez l'embryon LEYDING (fig. 28 *A*) la spire céphalique est plus irrégulière; elle est construite sur un triangle isocèle, dont la base est la ligne unissant les centres apical (*a*) et nucal (*n*). La progression des rayons répond à la formule:

$$r_f : r_a : r_n = 2 : 5 : 7.$$

qui n'est pas une progression régulière. Le centre dorsal (*D*) situé à peu près

à mi-longueur de l'axe de l'embryon passant par les centres caudal et apical; ce centre n'a pas connexions directes avec le triangle de la spire céphalique.

Chez l'embryon Braus (fig. 28 *B*), les relations des centres de la spire céphalique sont encore plus particulières; ceux-ci forment les sommets d'un

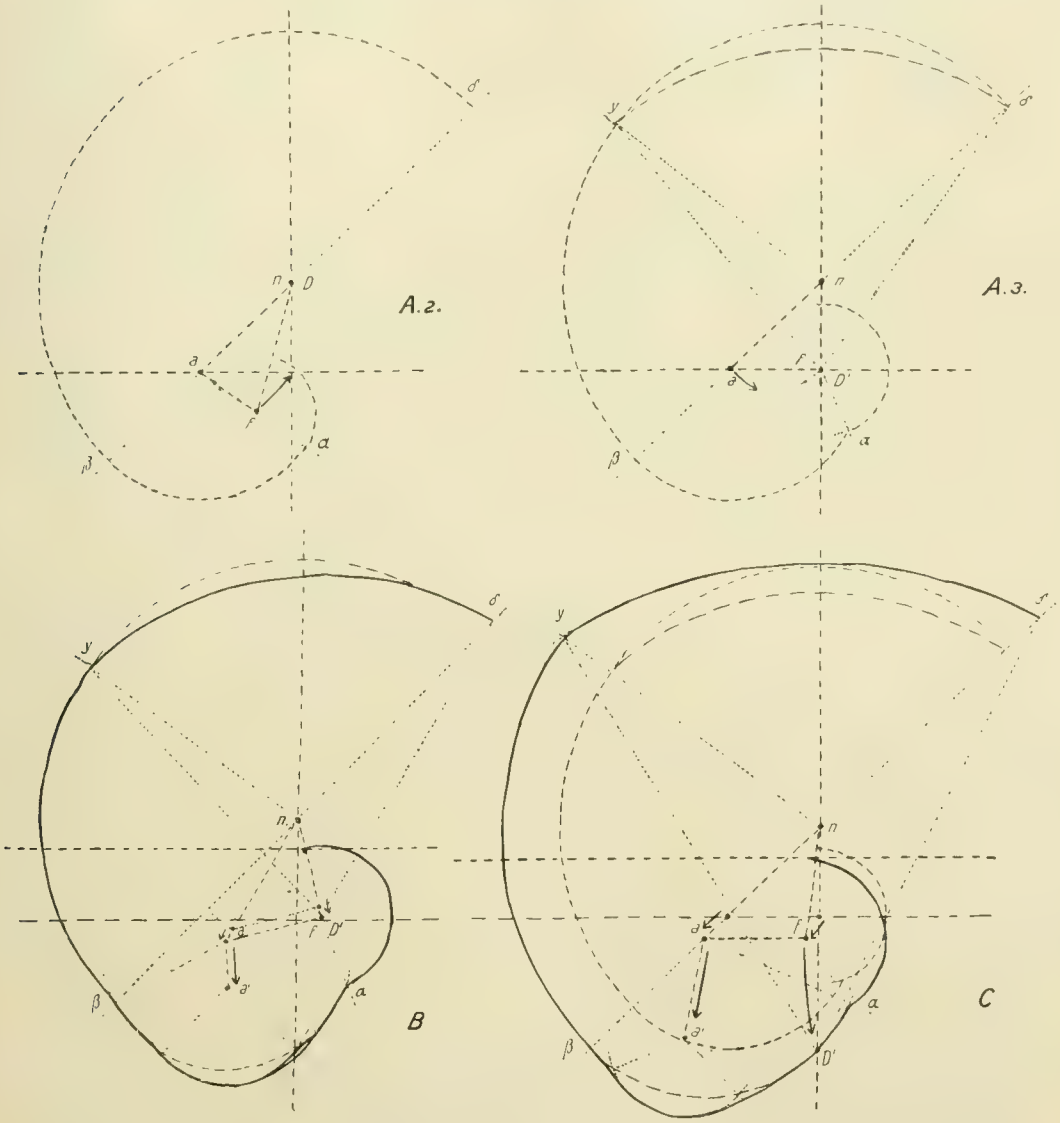

Fig. 36. — Schémas du mécanisme de la transformation de la spire cervico-céphalique des stades Keibel 112 et Piper aux stades Gaylord et Hochstetter Chr. I.

Fig. A_2. — Schéma intermédiaire entre les stades Keibel 112 et Piper (voir fig. 32 A_2). Fig. A_3. — Autre schéma intermédiaire. Fig. *B*. — Stade analogue à celui de l'embryon Gaylord. Fig. *C*: 1. — Schéma de la tête de l'embryon Hochstetter Chr. I. 2. - - - Schéma *B*. — *f*, *a*, *n*, *D*, etc. comme dans les figures précédentes. *Rem.*: 1. Transformation du triangle isocèle *f a n* (A_2) en triangle rectangle *f a n* (A_3); 2. flexion de la tête (*B*) — embryon Gaylord; 3. déflexion et croissance de la tête (allongement des rayons de la spire) — embryon Hochstetter Chr I.

triangle isocèle, dont la base unit les centres apical (*a*) et frontal (*f*); la croissance des rayons céphaliques est exprimée par la relation:

$$r_1 : r_2 : r_3 = 1 : 3 : 4.$$

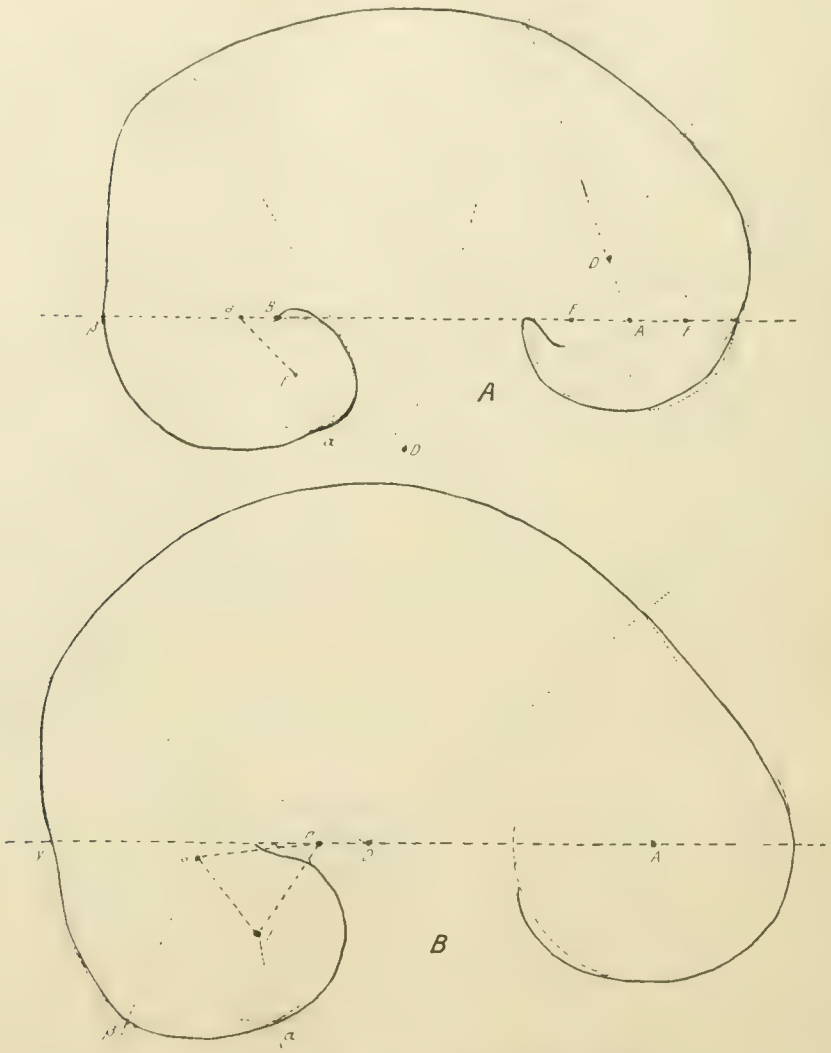

Fig. 37. — Courbes embryotectoniques spéciales.
A. — Embryon Keibel (homo sapiens forensis) NT. 23. Long. 6,5 mm. *B*. — Embryon Becker NT. 19. Long. 7,3 mm. (d'après les dessins de Keibel, Normentafeln). Fig. *A*.— *F* et *F'* foyer de l'ellipse caudale. *D* et *D'* centre de deux arcs dorsaux. *f*, *a*, *n*, et c. comme dans les figures précédentes.

qui n'est pas une progression régulière. Le centre (*D*) de la partie cervicale de la courbure dorsale, qui fait suite à la spire céphalique, est sur le prolongement de la ligne passant par les sommets frontal (*f*) et nucal (*n*), tandis que le centre (*D*) de l'arc dorso-caudal, situé sur l'arc frontal, forme le quatrième sommet d'un quadrilatère dorso-céphalique dont l'allure rappellerait celle de l'embryon Meyer 318.

L'examen de cet embryon démontre ainsi un resserrement de l'enroulement spiral, qui s'est produit avant tout au niveau de l'arc cervical; par suite de ce resserrement, la tête en est arrivée à s'appuyer sur la partie caudale.

Enfin, la tête de l'embryon KEIBEL NT. 23 (homo sapiens forensis), le dernier du groupe, ne présente plus aucun rapport géométrique analogue aux précédents (fig. 37 *A*). Ceci, ajouté aux autres irrégularités de la courbure dorsale, nous engage à considérer cet embryon comme franchement anormal.

En résumé, l'étude de la spire céphalique des embryons de la 3e période du développement, montre, au milieu d'une grande variété individuelle, une unité complète dans les rapports fondamentaux de sa construction. En comparant un stade à l'autre, on se convainct rapidement que tout le modelage de la tête est dominé par la poussée de l'allongement caudal, de sorte que peu à peu les parties les plus céphaliques de la courbure dorsale sont absorbées par la spire céphalique elle-même et qu'il se constitue une spire dorso-céphalique, dans laquelle les arcs nucal ($\beta\,\gamma$) et cervical ($\gamma\,\delta$) sont confondus, jusqu'au moment où la déflexion de la tête intervient pour les dissocier à nouveau.

La spire céphalique définitive, du stade BROMAN, caractérisée par le rapport:

$$r_f : r_a : r_n = 1 : 3 : 9,$$

se transforme peu à peu en une spire plus étroite, dont la progression tend à:

$$r_f : r_a : r_n = 1 : 2 : 4.$$

Ce modelage nouveau peut se faire plus ou moins directement ou se réaliser d'une façon plus détournée, en passant par un stade caractérisé par la formule:

$$r_f : r_a : r_n = 1 : 2 : 3.$$

Quoiqu'il en soit, que le modelage se fasse d'une façon ou d'une autre, le résultat est le même: l'embryon BROMAN se transforme en embryon HOCHSTETTER Chr. I. Les diverses étapes de cette transformation sont représentées par les embryons KEIBEL 112, MEYER 318, PIPER et GAYLORD. Chacune de ces étapes peut être reliée à la suivante, par une série de graphiques, qui montrent que ce modelage s'exécute par un mouvement général d'enroulement de la tête, dont les divers centres dorso-céphaliques sont successivement le centre principal.

Il semble difficile de déduire les *courbes embryotectoniques* caractéristiques de cette troisième période. Cependant, il se dégage rapidement ce fait, que les variations individuelles de ce groupe portent surtout sur la courbure dorsale et sur la partie nucale de la spire céphalique.

Chez tous les embryons normaux de ce groupe, la queue s'inscrit dans un *cercle caudal*, sauf chez le plus âgé, où la queue commence à se défléchir et tend à une ellipse, dans sa partie distale.

Du côté céphalique, l'enroulement de la tête réalise le plus souvent une

spire, dont les embryons KEIBEL 112 et HOCHSTETTER Chr. I paraissent représenter les deux termes normaux, autour desquels oscillent les variations individuelles. Chez tous deux, la *spire céphalique* est construite de telle façon que la

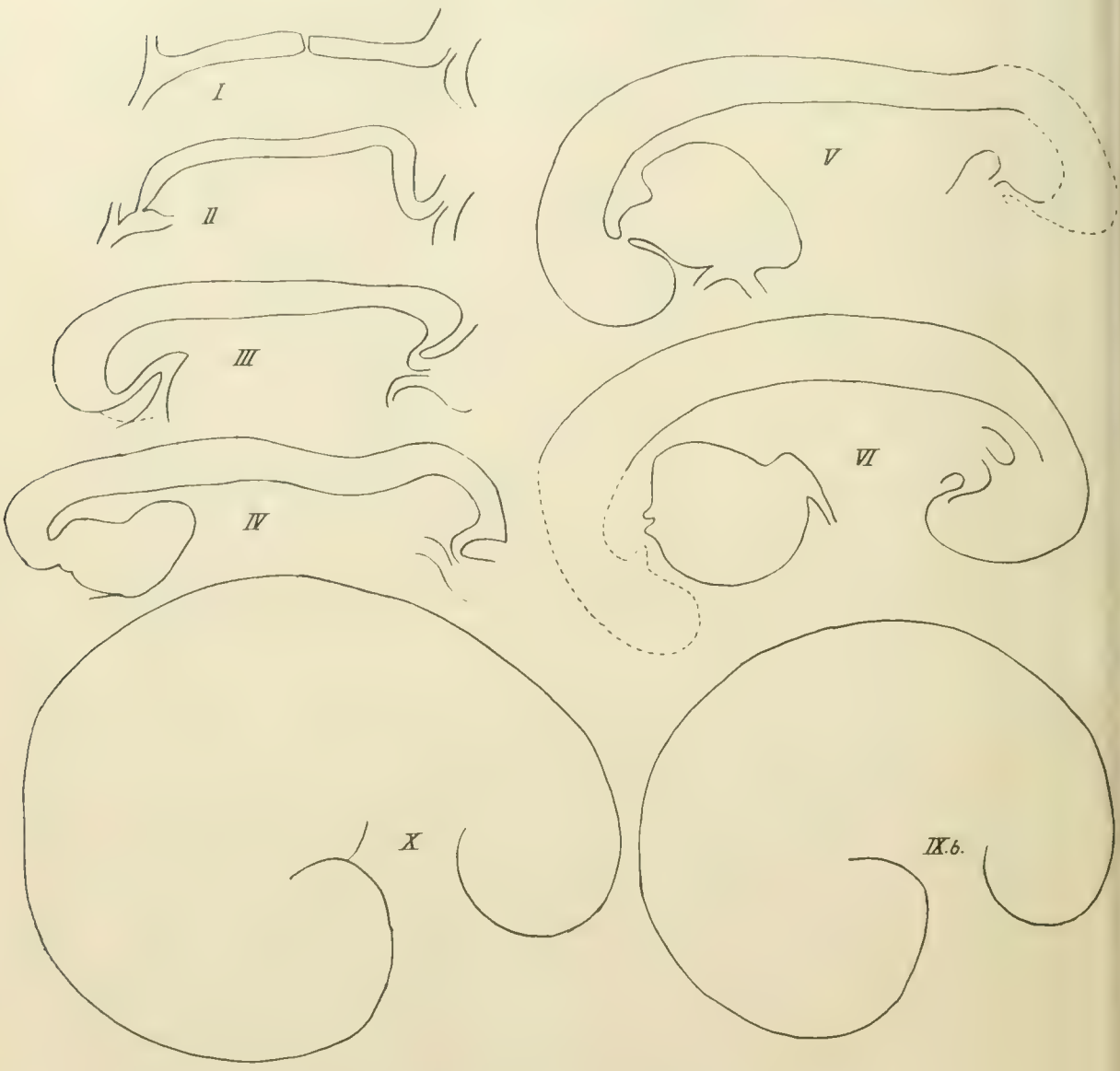

Fig. 38. — Les divers stades du développement normal.
I à XII voir tableau synoptique II.

croissance des rayons de ces trois arcs principaux, frontal, apical et nucal, obéit à une progression géométrique dont la raison est 2:

$$r_1 : r_2 : r_3 = 1 : 2 : 4.$$

Cette progression se retrouve du reste chez la majorité des embryons de ce groupe.

Il est plus difficile de caractériser la *courbure dorsale* durant la troisième période de développement; les variations sont trop nombreuses. Il s'en dégage pourtant l'idée d'un *mouvement d'oscillation* dans le resserrement de l'arc

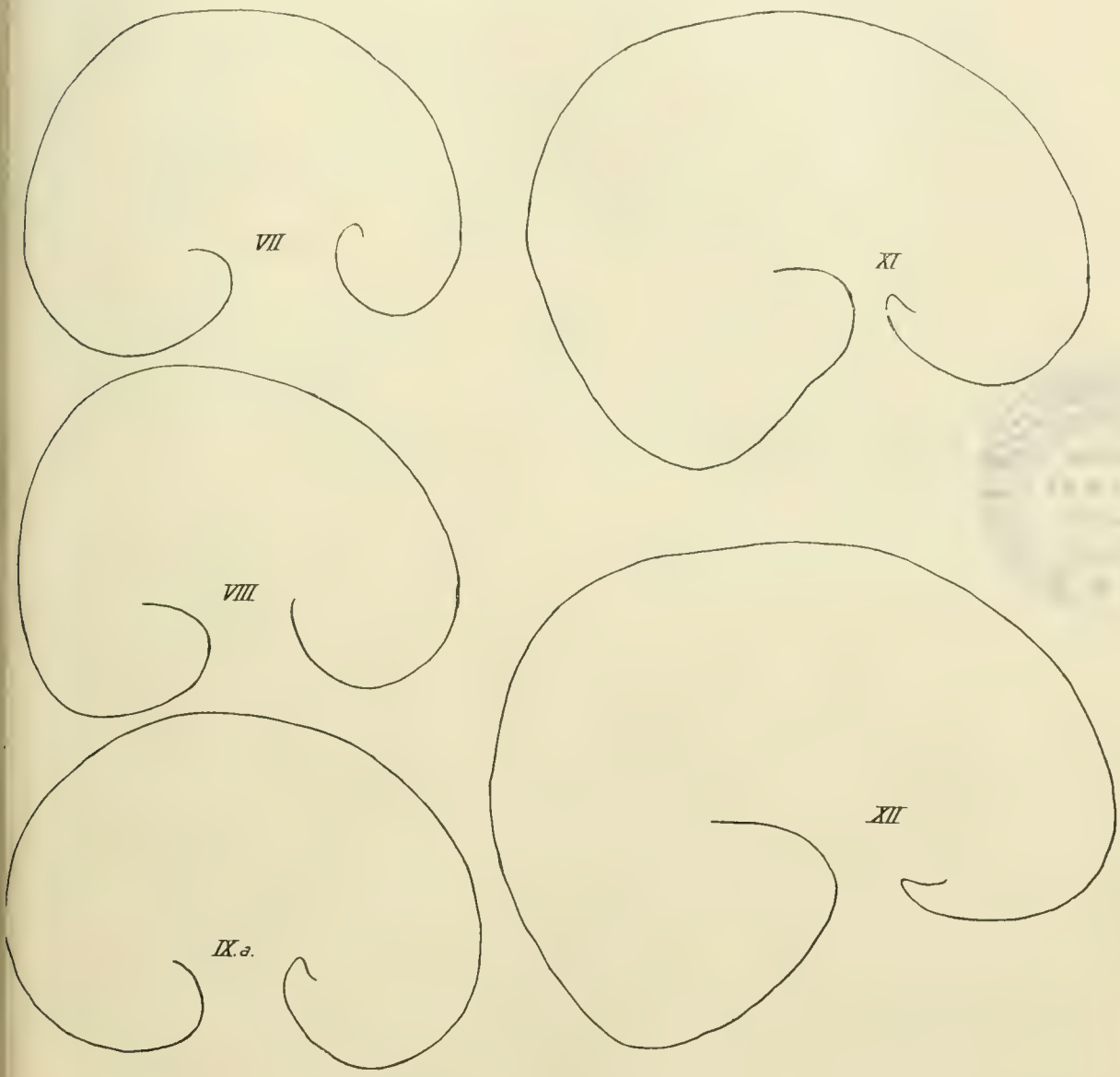

Fig. 38. — Les divers stades du développement normal.
I à XII voir tableau synoptique II.

dorsal. Chez les plus jeunes embryons du groupe, la courbure dorsale tend à réaliser un demi-cercle complet (embryon KEIBEL 112 et MEYER 318); chez les plus âgés, elle se redresse à nouveau et tend soit à des arcs de cercle de long rayon, soit à des arcs elliptiques; comme pour la spire céphalique, les embryons

Keibel 112 et Hochstetter Chr. I paraissent réaliser les deux courbures normales typiques de cette période.

Les variations de la courbure dorsale confèrent aux embryons de ce groupe deux aspects bien caractéristiques:

1. dans le *premier type*, il reste une certaine distance entre la tête et la queue, espace occupé avant tout par la voussure cardiaque; cette distance égale en moyenne 1 à $1^1/_2$ la longueur du rayon caudal;

2. dans le *second type*, la tête et la queue se touchent, en recouvrant complètement le cœur; le maximum de resserrement est représenté par l'embryon His *a*, à tel point qu'il est possible de se demander si vraiment une courbure aussi étroite est complètement normale.

La première ***conclusion*** à tirer de cette étude des embryons de la première série est que le développement normal se fait par à-coups; il obéit à une sorte de *rythme de la croissance* de l'embryon; aux périodes de modelage maximum succèdent régulièrement des périodes de croissance maximum:

L'aire embryonnaire s'étale et grandit (embryon Eternod-Vuill.);
elle se modèle en embryon (embryon Krömer);
celui-ci s'allonge (embryon Eternod Du. Ga.);
il commence à s'enrouler en spirale (embryon Pfannenstiel III);
il grandit de nouveau (embryon Broman);
il resserre son enroulement (embryons Keibel 112 et Meyer 318);
il s'allonge encore (embryon Piper);
il commence à se dérouler (embryon Hochstetter Chr. 1).

Chacun de ces stades est caractérisé par une série de *courbes embryotectoniques* spéciales, qui se transforment l'une dans l'autre par une série de graphiques, en général très simples. Ces graphiques sont les schémas des mouvements par lesquels le modelage de l'embryon s'est effectué peu à peu.

En nous renseignant sur le mécanisme du développement de l'embryon, les courbes embryotectoniques deviennent ainsi un *critère du caractère normal ou anormal* de tel ou tel embryon particulier. C'est là, une seconde conclusion, non moins importante, semble-t-il, que la première.

L'étude des embryons de la *première série* et leur comparaison pour la détermination de leurs courbes embryotectoniques, nous ont conduit à les grouper suivant leur degré de normalité et d'y choisir les types de ce que nous regardons comme le développement normal parfait, autour duquel peuvent osciller toutes les variations individuelles, sans que pourtant jamais celles-ci ne s'affranchissent des rapports géométriques qui déterminent leur forme et décident de leur caractère normal ou anormal.

Nous résumerons ce groupement dans le tableau suivant et la fig. 38[1].

[1] Nous avons introduit dans ce tableau les embryons de la deuxième série.

Tableau II.

Embryons normaux	Embryons douteux	Embryons anormaux
Embryon Peters, aire embryonnaire, long. 0,19 mm.		
Embryon Fetzer, aire embryonnaire, long. 0,25 mm.		
	Embryon Gf. v. Spee v. H., aire embryonnaire, long. 0,37 mm.	
Embryon Grosser, aire embryonnaire, canal neurentérique et ligne primitive, long. 0,67 mm. *Rem.:* Brisure accidentelle de la rég. caudale.		
		Embryon Strahl-Beneke, aire embryonnaire, long. 0,75 mm., *étirement par bride choriale.*
Embryon Frassi (fig. 1), aire embryonnaire, plaque neurale, canal neurentérique, et ligne primitive, long. 1,17 mm.		
Embr. Eternod-Vuill. (fig. II), aire embryonnaire, plaque neurale, début du modelage caudal, long. 1,30 mm.		
Embr. Gf. v. Spee, Gl., aire embryonnaire, plaque neurale, début du modelage caudal, long. 1,54 mm.		
Embr. Krömer-Pfannenstiel Klb. (fig. III), gouttière neurale, 6 somites, modelage de la tête et de la queue, long. 1,80 mm. *Rem.:* Exagération accidentelle de la flexion céphalique.		
		Embr. Mall 391-Dandy, gouttière neurale, 7 somites, long. 2,00 mm., *exagération de l'ensellure dorsale.*

Embryons normaux	Embryons douteux	Embryons anormaux
Embr. Eternod Du. Ga. (fig. IV), fermeture du canal neural, ensellure dorsale, 8 somites, long. 2,11 mm. *Rem.:* Exagération accidentelle de l'ensellure dorsale.		
Embr. Pfannenstiel III (fig. V), début de l'enroulement spiral, 13 somites, long. 2,60 mm. *Rem.:* Région caudale douteuse.		
	Embr. Kollmann (Bulle), fermeture du canal neural, 13—14 somites, long. 2,50 mm., *défaut de flexion de la tête et de la queue.*	
		Embryon Eternod-Delaf., 20 somites, long. 2,80 mm., *flexion en double C*[1].
		Embryon His Lg., 22 somites? long. 2,15 mm, *flexion en double C*[1].
Embr. Meyer 300 (fig. VI), canal neural presque fermé, enroulement spiral, 23 somites, long. 2,50 mm. *Rem.:* Courbure nucale douteuse.		
		Embryon Wolff II, 23 somites, long. 3,70 mm., *gigantisme et défaut d'enroulement céphalique.*
	Embryon His M., long. 2,60 mm., *défaut d'enroulement céphalique.*	
Embr. Broman (fig. VII), enroulement spiral presque complet, long. 3,0 mm.		
		Embryon His Lr., long. 4,20 mm., *défaut d'enroulement spiral.*
		Embryon His BB, long. 3,20 mm., *flexion en double C*[1].

[1] Voir: Deuxième série.

Embryons normaux		Embryons douteux	Embryons anormaux
Embr. HERTWIG-INGALLS (fig. VIII), 35 somites, long. 4,90 mm.			
Série I. Embryon KEIBEL 112 (fig. IX *a*), 36 somites, long. 5,50 mm.	*Série II.* Embryon MEYER 318 (fig. IX *b*), 35 somit., long. 5,00 mm.		
			Embryon BREMER, long. 4,00 mm., *neuroschisis.*
		Embryon HIS *a*, 35 somites, long. 4,00 mm., *exagération d'enroulement spiral.*	
		Embr. HIS R., 35 somites, long. 5,50 mm., *défaut d'enroulement spiral.*	
Embr. PIPER (fig. X), 39 somites, long. 6,80 mm.			
			Embryon BECKER, long. 7,30 mm.? *courbures irrégulières.*
			Embryon KEIBEL (homo sapiens forensis), 36 somites, long. 6,50 mm. *courbures irrégulières.*
		Embryon LEYDING, long. 6,50 mm., *spire céphalique irrégulière.*	
Embryon GAYLORD (fig. XI), long. 6,25 mm.			
		Embr. HOCHSTETTER-BRAUS, long. 6,00 mm., *spire céphalique irrégulière.*	
Embr. HOCHSTETTER Chr. I (fig. XII), long. 7,00 mm.			

Deuxième Série.

A. Description des embryons.

Embryon Eternod-Delaf. Long. 2,8 mm., œuf abortif.

Voici brièvement résumée la description que nous avons donnée récemment de l'embryon ETERNOD-DELAF[1].

Cet embryon représente organiquement un stade intermédiaire entre les embryons PFANNENSTIEL III NT. 6 et MEYER 300 NT. 7 (fig. 39 *A*). Le canal neural est presque complètement fermé; le neuropore céphalique est encore légèrement ouvert; le neuropore caudal est très large. 20 paires de somites sont distinctes. La tête est fortement enroulée sur le cœur; elle recouvre, du côté ventral, le tiers de la voussure cardiaque. Le cœur, fortement fléchi en S, s'étend du stomeum (*B*) à la 8e paire de somites; le sinus veineux (*S V*) correspond au 3e segment primordial. Deux fentes branchiales sont visibles extérieurement. Le pédicule vitellin, rétréci, s'étend de la 9e à la 13e protovertèbre. La vésicule ombilicale est dirigée ventralement et légèrement dans le sens caudal.

La caractéristique de cet embryon est la flexion dorsale, qui coupe son corps en deux parties, presque totalement indépendantes, entre les 12e et 13e segments primordiaux; cette flexion est accompagnée de déformations du canal médullaire, qui présente des sillons obliques, signe d'une compression axiale, et des somites, qui sont plus ou moins écrasés les uns sur les autres, à ce niveau.

La queue, légèrement fléchie, est complètement déformée et tordue sur son axe, de gauche à droite, de telle sorte que l'origine du pédicule abdominal, contenant l'allantoïde, est reportée sur la face latérale gauche.

Au point de vue organique, cet embryon présente encore quelques particularités qu'il est nécessaire de signaler ici: une violente torsion du pharynx, sous la poussée du cœur, et un certain degré de dextrocardie.

Nous avons conclu notre description, en disant que l'embryon DELAF. ne représente pas un stade normal intermédiaire entre les embryons PFANNENSTIEL III et MEYER 300. Ses diverses parties sont inégalement développées; tandis que la région céphalique répète celle de l'embryon MEYER 318, la région caudale correspond à l'image de celle de l'embryon PFANNENSTIEL III; il y a discordance évidente. Cette discordance entre la tête et la queue, la violente torsion du pharynx, la dextrocardie légère, les déformations du système nerveux et des somites, par la flexion dorsale, nous ont conduit à considérer l'embryon DELAF. comme anormal et à admettre que ces diverse sanomalies étaient en corrélation étroite avec la flexion dorsale.

[1] BUJARD. Description d'un embryon humain (ETERNOD-DELAF.) de 20 somites. — Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. — 1914.

Ajoutons que la comparaison du graphique angulaire (fig. 39 *B*) de l'embryon ETERNOD-DELAF. (*A*) avec ceux des embryons normaux ETERNOD DU. GA. (III), PFANNENSTIEL III (IV) et MEYER 300 (V), souligne les faits suivants:

1. Le mouvement de bascule de l'embryon ne s'est pas effectué. Ce mouve-

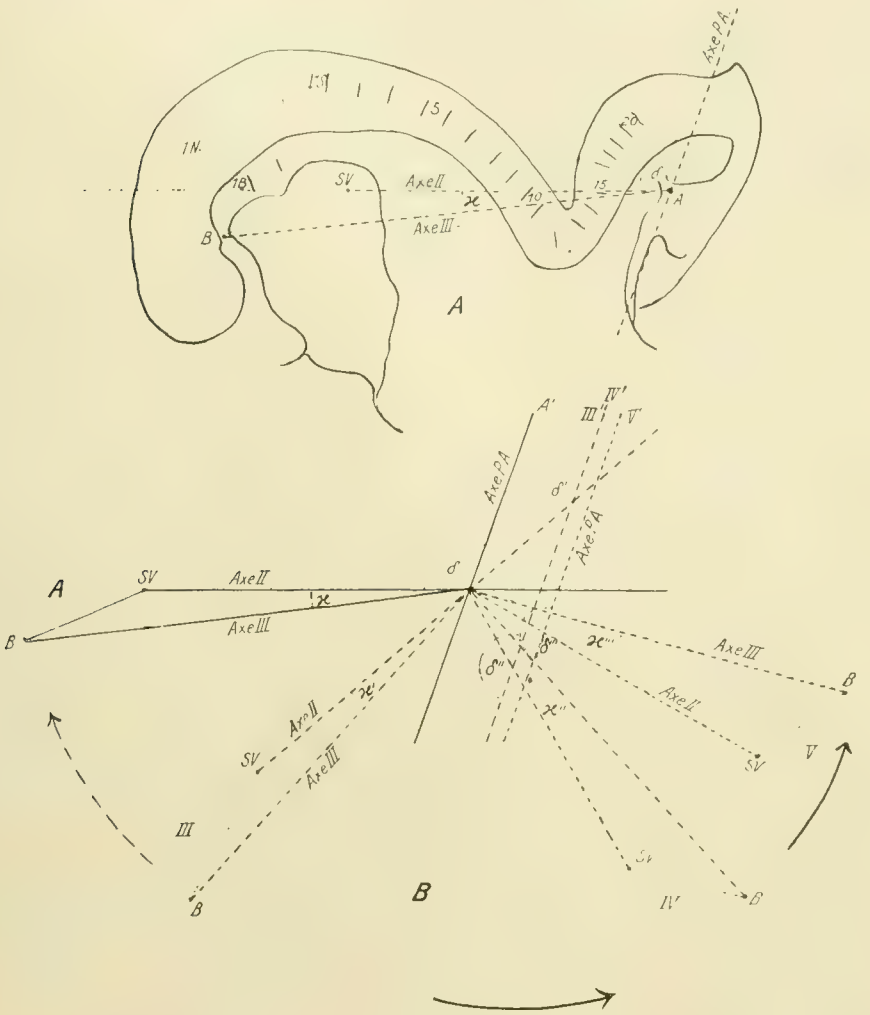

Fig. 39. — Embryon ETERNOD-DELAF. (embryon en double C; d'après un dessin original). *A* point allantoïdien; — *B* point buccal; — *S V* sinus veineux; — *I B* première fente branchiale; — *I N* premier neuromère; — *I S* premier somite. Fig. *A*. — Axes et angles de l'embryon ETERNOD-DELAF. Fig. *B*. — Comparaison des graphiques angulaires de l'embryon ETERNOD-DELAF. (*A*) avec ceux des embryons ETERNOD DU. GA. (III), PFANNENSTIEL III (IV) et MEYER 300 (V). *A'*, *III'*, *IV'*, *V'* positions respectives de la direction moyenne du pédicule abdominal (axe *P A*).

$\delta = 110°$; $\delta' = 150°$; $\delta'' = 230°$; $\delta''' = 260°$.

$x = 6°$; $x' = 7°$; $x'' = 12°$; $x''' = 14°$.

Rem.: 1. Défaut de bascule de l'embryon ⇝ (angle δ trop petit); 2. défaut de flexion de la tête (angle x trop petit).

ment de bascule est mesuré par l'angle δ, compris entre l'axe II de l'embryon, passant par le point allantoïdien (A) et le sinus veineux ($S\ V$), et la direction principale de l'allantoïde et du pédicule abdominal (axe PA). Cet angle est beaucoup plus fermé chez l'embryon Eternod-Delaf. que chez les embryons Pfannenstiel III et Meyer 300, dont le premier serait l'intermédiaire organique; cet angle est même plus étroit que chez l'embryon Eternod Du. Ga. qui est plus jeune; sa valeur est sensiblement égale à celle de l'angle chez l'embryon Eternod Vuill., c'est-à-dire au stade de l'aire embryonnaire. Tout ceci indique que l'allongement de l'embryon Eternod-Delaf. s'est fait sur place sans aucun mouvement de bascule dans l'espace.

2. L'enroulement et la flexion de la tête sont incomplets. L'angle $\varkappa$ qui mesure la flexion céphalique est à peu près de même ouverture que chez l'embryon Eternod Du. Ga., qui est, avons nous déjà dit, beaucoup plus jeune; il est de moitié plus fermé que chez les embryons Pfannenstiel III et Meyer 300; rappelons que cet angle $\varkappa$ est compris entre l'axe II de l'embryon et l'axe III, passant par le point allantoïdien (A) et le point buccal (B). L'acuité de l'angle $\varkappa$ est la preuve du défaut d'enroulement de la tête et cet arrêt de flexion explique la longueur relativement trop grande de l'embryon Eternod-Delaf.; en effet, tandis que l'axe II de ce dernier égale la longueur de l'axe II de l'embryon Meyer 300, son axe III est passablement plus long que l'axe III du même embryon Meyer 300 et que ceux des embryons Pfannenstiel III et Eternod Du. Ga.

Ces deux arrêts de développement: défaut de bascule et défaut d'enroulement céphalique, paraissent déjà ici les facteurs primaires de la malformation de l'embryon Eternod-Delaf.; la flexion dorsale ne semble s'être faite que par compensation, sous la poussée de la prolifération caudale. Nous reviendrons plus loin sur le mécanisme de cette flexion anormale.

Embryon His Lg. (LXVIII) NT. VII. Long. 2,15 mm., œuf abortif.

Par son organologie et par son allure générale, l'embryon His Lg. (fig. 40*A*) se rapproche de l'embryon Eternod-Delaf.; il correspond par conséquent à l'embryon Meyer 300 de la série normale, malgré qu'il présente un plus grand nombre de somites, 29 paires, comptées sur la fig. 6, planche IX des Normentafeln de His (Kollmann ne lui reconnait que 22 segments primordiaux dans son Handatlas (30, fig. 186).

Le corps est partagé (fig. 40 *A*) en deux parties inégales par une flexion dorsale, très brusque et très serrée, une véritable plicature de l'embryon; cette flexion correspond aux 12es à 13es paires de somites.

La tête est peu enroulée sur le cœur, elle est plutôt fléchie; deux fentes branchiales sont visibles. Le cœur, fortement recourbé en S, va du stomeum (B) à la 7e protovertèbre; le sinus veineux ($S\ V$) est à peu près au niveau de la 4e. La flexion de la queue est de même très faible. Le pédicule vitellin, très large,

s'étend de la 8e à la 15e protovertèbre; il est dirigé dans le sens ventral et un peu obliquement vers la tête.

La comparaison de l'embryon His Lg. avec l'embryon Meyer 300 NT. 7, son correspondant (fig. 40 *C*), démontre, à côté de la flexion dorsale en double C, une série de déformations: la tête, au lieu d'être enroulée régulièrement, présente des flexions angulaires dont les deux principales sont au niveau du stomeum et de la 5e paire de somites. Les protovertèbres sont écrasées les unes sur les autres; la longueur occupée par les 10 premiers somites de l'embryon His Lg. correspond à celle de 7 protovertèbres de l'embryon Meyer 300 (3e à 9e paires). La région ventriculaire du cœur paraît avoir été repoussée dans le sens dorsal. Du côté caudal, la déformation est plus grande encore; l'enroulement ne s'est pas effectué; seuls les somites se sont segmentés.

Nous retrouvons ainsi chez l'embryon de His Lg. la même discordance entre la tête et la queue, que nous avons étudiée plus longuement chez l'embryon Eternod-Delaf., et de même encore, nous retrouvons les déformations des somites et du cœur.

En effet, la comparaison de l'embryon His Lg. avec l'embryon Eternod-Delaf. (fig. 40 *B*) démontre d'une part une communauté profonde dans l'allure générale et d'autre part des divergences non moins réelles dans le modelage des parties. La région céphalo-cardiaque de l'embryon Eternod-Delaf., répétait, avons nous dit, l'image presque exacte de l'embryon Meyer 300. Chez l'embryon His Lg., à la suite d'un défaut d'enroulement plus marqué, il y a un aplatissement de toute la région, dans le sens ventral; en même temps, le cœur, suspendu au sinus veineux (*S V*), a basculé de telle sorte que le ventricule a été repoussé dans le sens ventral. Dans les deux embryons la flexion dorsale s'est faite à la limite des 12e et 13e protovertèbres, mais elle est beaucoup plus forte dans l'embryon His Lg. que dans l'embryon Eternod-Delaf. Enfin, la région caudale des deux embryons se ressemble énormément dans leurs grandes lignes; seuls, le nombre et la position des somites et la direction de l'allantoïde sont différents.

Si nos graphiques angulaires nous ont permis de dire que l'embryon Eternod-Delaf. était anormal et de déterminer les conditions mécaniques de sa malformation (défaut de bascule et d'enroulement céphalique), les mêmes conclusions s'imposent de l'étude du graphique angulaire de l'embryon His Lg. (fig. 40 *D*). Si l'angle δ, mesurant le mouvement de bascule de l'embryon tout entier, autour du centre allantoïdien (*A*), est beaucoup plus ouvert, l'angle $\varkappa$ par contre, a une valeur négative, comme chez l'embryon Eternod-Vuill., au stade de l'aire embryonnaire. Ainsi, l'arrêt du mouvement de bascule a été plus précoce chez l'embryon Eternod-Delaf., tandis que l'enroulement céphalique est resté presque nul chez l'embryon His Lg. Au total, les actions mécaniques anormales sont les mêmes chez les deux embryons; seule leur proportion est différente et imprime à chacun d'eux leur caractère particulier.

Embryon His Sch. (LXVI) NT. IV. Long. 2,20 mm., autopsie.

Cet embryon est très voisin du précédent; son aspect général est le même. Le corps est fléchi dans le sens dorsal, à la limite caudale du pédicule vitellin. La tête, peu enroulée, présente deux fentes branchiales. Le cœur, fortement recourbé en S, fait saillie directement sur la paroi ventrale entre le stomeum

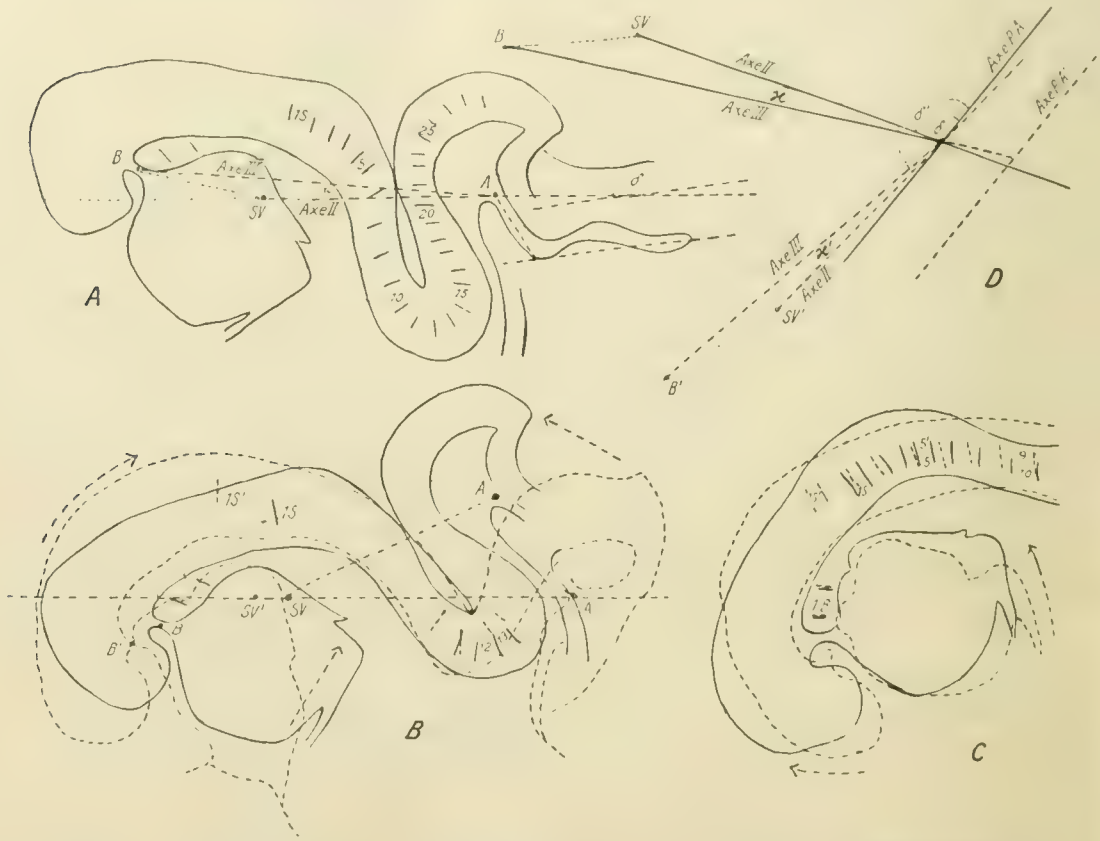

Fig. 40. — Comparaison des embryons His Lg., Eternod-Delaf. et Meyer 300. Fig. *A*. — Embryon His Lg. d'après les reconstructions de His. Fig. B. — Superposition des deux embryons. —— Embryon His Lg. ---- Embryon Eternod-Delaf. Fig. *C*. — Superposition des têtes des embryons His Lg. —— et Meyer 300 ----. Fig. *D*. — Graphique angulaire. —— Embryon Eternod-Delaf. ---- Embryon His Lg.

$\delta = 110°$; $\delta' = 175°$; $\delta < \delta'$.

$\varkappa$ [illegible] ; $\varkappa' = -4°$; $\varkappa < \varkappa'$.

Rem.: 1. Défaut de bascule de l'embryon (angle δ trop petit, par comparaison avec les angles normaux: voir fig. 39); 2. défaut de flexion de la tête (angle $\varkappa$ négatif).

et le pédicule vitellin. La queue, à peine fléchie est dirigée presque directement dans le sens dorsal. La vésicule ombilicale s'allonge obliquement dans le sens ventral et céphalique. His ne nous renseigne pas sur la structure orgaganique de cet embryon.

Comme les précédents, l'embryon His Sch. doit être regardé comme anormal; il ne s'agit pas cependant d'un œuf abortif; mais nous relevons dans

le protocole donné par His, ce détail: la femme était une ancienne syphilitique et présentait un anévrisme de l'aorte; or, nous savons que syphilis et avortement ne sont souvent que deux faces d'un même problème pathologique, de telle sorte que l'embryon His Sch. n'apparaît pas moins proche parent des embryons précédents, His Lg. et Eternod-Delaf.

Embryon His BB (LXV). Long. 3,2 mm., œuf abortif.

L'embryon His BB est plus âgé que les précédents (fig. 41 *A*); par son organologie, il répond aux embryons 9—11 des Normentafeln de Keibel, dont il se distingue cependant par sa flexion dorsale. Celle-ci est moins accentuée que dans les embryons His Lg. et Sch., ou même que dans l'embryon Eternod-Delaf.; elle est de plus un peu plus caudale; elle est située à la limite entre les 13e et 14e protovertèbres, tandis que dans les autres elle est au niveau de 12e et 13e somites.

L'embryon His BB possède 32 somites environ. La tête est fort peu fléchie, de telle sorte que la voussure cardiaque est encore directement visible sur la paroi ventrale. Quatre fentes branchiales sont dessinées. Le cœur, recourbé en S, occupe l'espace compris entre le stomeum (*B*) et le pédicule vitellin et s'étend du 1er au 9e segment primordial; le sinus veineux (*S V*) correspond au 4e segment. La partie caudale n'est pas enroulée; elle est légèrement fléchie dans le sens ventral. Le pédicule vitellin est relativement large; la direction de la vésicule ombilicale est franchement ventrale.

L'embryon His BB peut être rapproché des embryons Broman et His Lr. de la première série.

L'embryon His BB est organiquement le frère de l'embryon His Lr. dont nous avons parlé plus haut (fig. 16). C'est le même stade, la même allure générale, moins la flexion dorsale.

Cependant la comparaison plus intime de ces deux embryons (fig. 41 *B*), réduits aux mêmes dimensions, montre une série de divergences, aussi bien dans la région céphalique que dans la région caudale.

Le système nerveux a la même courbure générale, si ce n'est que la flexion apicale est plus forte, chez l'embryon His BB que dans l'embryon Lr. La région cardiaque, comprise entre le pharynx et le pédicule vitellin, est au contraire beaucoup plus ramassée sur elle-même dans l'embryon His Lr., de telle sorte que le diamètre dorso-ventral du pharynx en est presque triplé, en même temps que les fentes branchiales sont plus ventrales. Enfin, la position des somites est différente; les premiers segments primordiaux sont plus céphaliques dans l'embryon His Lr. que dans l'embryon His BB; la 1re protovertèbre de BB correspond à la 4e de Lr.; la 7e à la 10e; il en résulte que les rapports du cœur sont un peu modifiés; le sinus veineux (*S V*), par exemple, est au niveau des 4e somites de l'embryon BB, des 7e dans l'embryon Lr. Du côté caudal, les divergences sont beaucoup plus profondes, la queue de l'embryon His Lr. est nettement enroulée, quoique insuffisamment, tandis que celle de

l'embryon His BB est à peine fléchie. Ainsi l'embryon His BB présente exagérés les caractères qui nous avaient fait douter de la forme normale de l'embryon His Lr.; il y ajoute la flexion caudale.

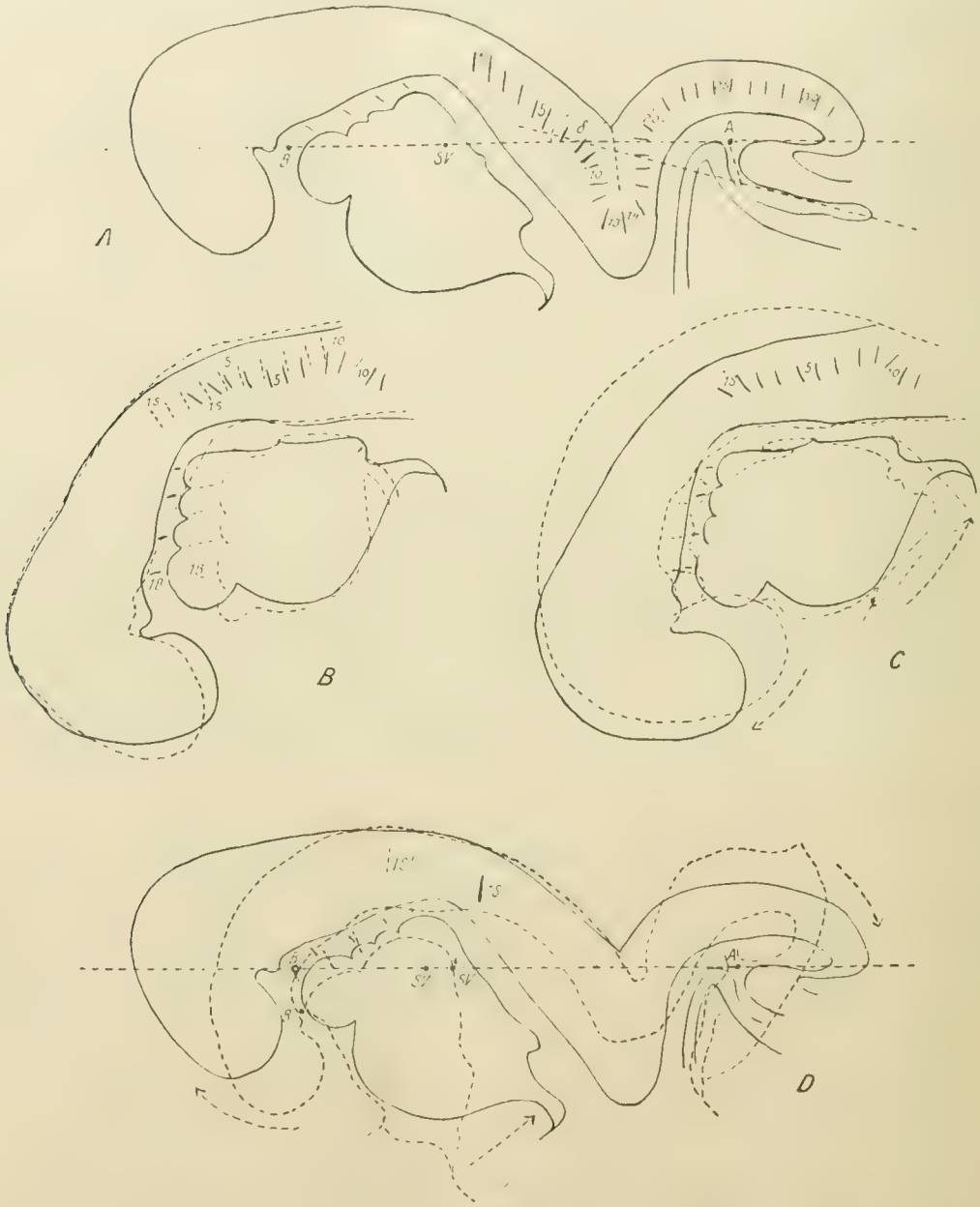

Fig. 41. — Comparaison des embryons His BB, His Lr., Broman et Eternod-Delaf. Fig. *A*. — Embryon His BB (d'après les reconstructions de His). Fig. *B*. — Superposition des têtes des embryons His BB —— et His Lr. ----. Fig. *C*. — Superposition des têtes des embryons His BB —— et Broman ----. Fig. *D*. — Superposition des embryons His BB et Eternod-Delaf: —— Embryon His BB; ---- Embryon Eternod-Delaf. *Rem.:* Défaut de flexion de la tête (angle $\varkappa = 0°$).

La comparaison de l'embryon His BB avec l'embryon Broman, NT. 11, après réduction aux mêmes dimensions (fig. 41 *C*), montre des déformations plus profondes et très analogues à celles qu'avait révélées la comparaison de l'embryon His Lg. à l'embryon Meyer 300.

La tête est mal enroulée sur le cœur; sa courbure est brisée par deux flexions principales, au niveau du stomeum (courbure apicale) et au niveau des premières protovertèbres (courbure nucale); ces deux courbures correspondent plus ou moins aux flexions normales, mais elles sont plus brusques. Par suite de ce défaut d'enroulement, l'extrémité céphalique surmonte à peine la voussure cardiaque, tandis que le pharynx branchial est resté presque rectiligne. Dans l'embryon Broman, le resserrement de l'enroulement a accollé les pédicules vitellin et abdominal, qui sont pincés entre le cœur et la région caudale; dans l'embryon His BB, par suite du défaut d'enroulement, ces deux pédicules sont distants, séparés par un angle de 45° env.; le pédicule vitellin se dirige dans le sens ventral, le pédicule abdominal dans le sens caudal.

Ainsi les faits qui nous avaient conduit à considérer l'embryon His Lg. comme anormal, se retrouvent les mêmes dans l'embryon BB, par conséquent, notre conclusion sera aussi la même: L'embryon His BB, avec sa flexion dorsale, est un embryon anormal, comme ses cousins, les embryons Eternod-Delaf. et His Lg.

Enfin, au point de vue angulaire, l'embryon His BB a les mêmes caractéristiques que les embryons précédents de la deuxième série. Si l'angle δ est un peu plus ouvert (fig. 41 *A*) et indique un mouvement de bascule plus marqué que chez les embryons His Lg. ou Eternod-Delaf., ce mouvement est encore bien minime comparé à la bascule normale de l'embryon Broman. L'angle $\varkappa$ égale 0. Le point allantoïdien (*A*), le point buccal (*B*) et le sinus veineux (*S V*) sont sur le même axe; là encore, la flexion de la tête est donc insuffisante.

Embryon Gf. v. Spee. Long. 2,69 mm.

Nous n'avons malheureusement pas pu consulter la description originale de cet embryon qui appartient à la même série que les précédents, quoique beaucoup plus jeune.

En nous référant aux dessins qu'en a donnés Kollmann dans son Handatlas (30), fig. 187 et 188, nous voyons que les neuropores céphalique et caudal sont encore largement ouverts et que la plicature dorsale est très étroite; le cœur, situé encore bien en avant des premiers somites, est pincé entre la tête et le pédicule de la vésicule ombilicale; celle-ci est dirigée obliquement dans le sens céphalique et ventral. La ligne medio-dorsale de la région céphalique présente une série de sinuosités et ne rappelle en rien la courbe régulière à laquelle tendent les embryons du même âge. Remarquons enfin qu'il y a une certaine discordance entre la trop grande longueur de l'embryon (long. 2,69 mm) et le fait, qu'il ne posséderait que 7 somites.

Tout ceci nous amène à regarder cet embryon comme anormal, à la suite de tous les embryons de cette série.

B. Discussion de la Deuxième Série.

La comparaison des divers embryons en double C de notre deuxième série démontre plusieurs caractères qui leur sont communs.

1. Le plus important est la *localisation de la flexion dorsale.* Chez l'embryon ETERNOD-DELAF., comme chez les embryons HIS Lg. et BB, les trois seuls dont nous ayons le repérage exact des somites, la flexion s'est produite au niveau des 12e à 13e ou 13e à 14e paires de segments primordiaux. Si nous nous reportons à la série des embryons que nous avons considérés comme normaux, nous voyons que l'ensellure dorsale, que provoque la fermeture du canal neural, se dessine au niveau de la 6e paire de somites, que cette ensellure recule et s'efface avec le début de l'enroulement spiral, que chez l'embryon PFANNENSTIEL III, de 13 somites, on retrouve encore une trace de cette ensellure, au niveau des 12e et 13e segments primordiaux, tandis que plus tard toute concavité a disparu pour faire place aux courbures régulières du dos.

Il y a donc là une coïncidence de localisation curieuse, dont nous essayerons de déterminer la valeur à propos du mécanisme de la flexion dorsale.

2. Un second fait est la *dissociation*, qui paraît exister *entre le modelage de la queue et celui de la tête*, par suite de l'ensellure dorsale. Cette dissociation est accompagnée d'une déformation de chacune des deux régions.

En effet, ni la tête, ni la queue n'obéissent plus aux *courbes embryotectoniques* locales que nous avons déterminées comme caractéristiques du développement normal.

Chez aucun des embryons en double C, dont nous connaissions suffisamment les rapports organiques (embryon ETERNOD-DELAF., HIS Lg. et HIS BB), la queue ne tend à s'inscrire dans un *cercle caudal.* Chez les embryons ETERNOD-DELAF. et HIS Lg., la courbure caudale tend à une courbe circulaire, mais excentrique par rapport au point allantoïdien (*A*); chez l'embryon HIS BB, la queue tend à l'ellipse.

Quant à la tête, seul l'embryon ETERNOD-DELAF. présente une courbure régulière, tandis que chez les embryons HIS Lg. et BB la tête dessine une série de flexions sans régularité et sans ordre apparent. L'enroulement de la tête de l'embryon ETERNOD-DELAF. (fig. 42 *A*) tend à s'inscrire dans une spire, comme chez les embryons normaux, mais une spire dont les valeurs géométriques sont sans rapport régulier les unes avec les autres. Cette *spire dorso-céphalique* se décompose en deux arcs de cercle, proximal et distal, dont les rayons s'accroissent comme:

$$r_p : r_d = 1 : 4{,}5$$

et dont les centres sont les points suivants: 1. le centre distal (2) est la projection circulaire du sinus veineux (*S V*) sur l'axe III de l'embryon, passant par les points buccal (*B*) et allantoïdien (*A*); 2. le centre proximal (1) est sur le rayon extrême de l'arc distal.

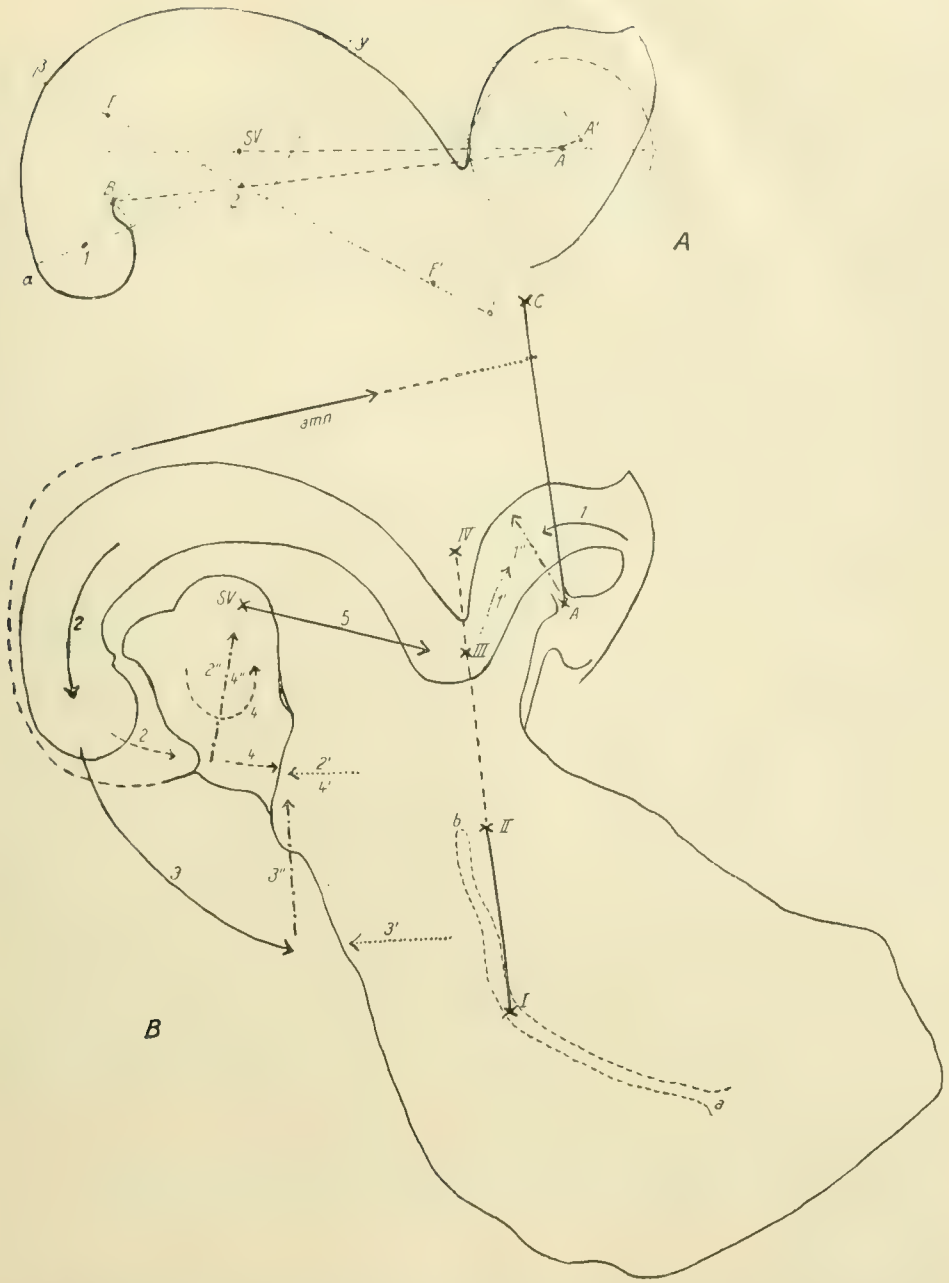

Fig. 42. — Mécanisme de la formation de la flexion dorsale: embryon ETERNOD-DELAF. Fig. *A*. — Courbes embryotectoniques spéciales. *A* point allantoïdien; — *A'* centre du cercle caudal; — *B* point buccal; — *S V* sinus veineux du cœur. Spire céphalique: 1. Centre de l'arc proximal (*B α*); 2. centre de l'arc distal (*α β*). *F* et *F'* foyers de l'ellipse dorsale. Fig. *B*. — Mécanisme de la flexion dorsale en double C. *a b* projection de la partie épithéliale du tractus chorio-vitellin. *I* à *I V* points de fixation du tractus chorio-vitellin: *I* insertion choriale (*a* orifice du canal épithélial à la surface choriale); — *II* insertion vitelline; — *III* insertion sur le corps de l'embryon; — *I V* insertion et terminaison sur l'amnios. *A* origine du pédicule abdominal (point allantoïdien); — *C* fixation choriale du pédicule abdominal; — *Amn.* tension de la membrane amniotique. »——→ poussées et mouvements plus ou moins normaux. »·····→ résistances anormales. »—·—·—·→ actions résultantes. 1. Actions de l'allongement caudal; — 2. flexion de la tête; — 3. bascule ventrale de l'embryon; — 4. modelage du cœur; — 5. traction du sinus veineux (*S V*) par la veine chorio-placentaire (ou ombilicale).

La comparaison de cette spire céphalique avec celles des embryons Pfannenstiel III et Meyer 300 démontre le défaut d'un arc médial, dont le centre serait le point buccal (*B*); défaut, qui a pour conséquence de défléchir la tête.

La *courbure dorsale* de l'embryon Eternod-Delaf., seule régulière de la 2e série, est un arc *elliptique*, dont l'excentricité est mesurée approximativement par le rapport:

$$b : a = 3{,}5 : 5.$$

Cet arc est donc à peu près de même valeur que ceux des ellipses dorsales des embryons Pfannenstiel III et Meyer 300 (fig. 22 et 23), mais, tandis que chez ces derniers le grand axe de l'ellipse est confondu avec l'axe II de l'embryon, unissant le sinus veineux (*S V*) et le point allantoïdien (*A*), chez l'embryon Eternod-Delaf., ces deux axes font un angle de 30° environ.

La malformation de l'embryon est donc générale; aucune des régions ne présente de rapports géométriques normaux. C'est bien là la caractéristique d'une *véritable anomalie*. Un accident de préparation peut bien provoquer une déformation locale, mais il est impuissant à modifier tous les rapports géométriques d'un individu.

Quant au *mécanisme* de cette déformation, qu' est la forme en double C, nous pouvons nous le représenter de la façon suivante: La fermeture du canal neural provoque une ensellure dorsale, crée un »locus minoris resistentiae« chez l'embryon, de telle sorte que la concavité régulière peut se transformer facilement en brisure sous l'influence de facteurs divers.

Un accident peut exagérer l'ensellure dorsale; c'est le cas de l'embryon Eternod Du.Ga., par exemple; la blessure est en général légère et corrigeable par l'étude minutieuse des parties annexes; il ne faut pas confondre ces brisures accidentelles avec la flexion des embryons en double C, qui est une véritable malformation.

Chez ces derniers, nous pouvons admettre que le développement a dû se faire presque normalement jusqu'à la constitution de l'ensellure dorsale, c'est-à-dire, pendant la période de développement, que nous avons appelée phase parabolique.

Au moment où *l'enroulement spiral* aurait dû commencer, une *cause arrestatrice* est intervenue, empêchant la tête de se fléchir dans le sens ventral et surtout immobilisant l'embryon dans son mouvement d'enroulement autour du centre allantoïdien. Cet arrêt a maintenu l'ensellure dorsale et provoqué son exagération; la forme en double C est créée. Dès lors, les régions céphalique caudale se développent plus ou moins indépendamment l'une de l'autre; la flexion dorsale reste localisée au niveau des 12e à 13e paires de somites, c'est-à-dire au point ultime où peut se trouver l'ensellure primitive normale, soit à la limite entre l'arc elliptique dorsal et l'arc circulaire caudal, de l'embryon Pfannenstiel III par exemple.

Ces quelques considérations nous permettent donc, non seulement de nous représenter le mécanisme de la malformation de l'embryon, qu' est la forme en double C, mais encore d'en déterminer le *moment tératogénique*: la déformation de l'embryon est produite au moment où la phase parabolique du développement se transforme en phase spirale. Cependant le fait que chez l'embryon ETERNOD-DELAF., l'angle δ, formé par l'axe II de l'embryon et la direction moyenne du pédicule abdominal, est resté de la même valeur qu'au stade primitif de l'aire embryonnaire (embryon ETERNOD-VUILL.) indique que la malformation est préparée, déjà pendant la période correspondant à la phase parabolique normale, par un défaut du mouvement de bascule. Si le *moment tératogénique ultime* paraît être le début de l'enroulement spiral, la *période tératogénique* s'étend sur toute la phase parabolique.

Ajoutons que la forme en double C n'a été observée jusqu'ici que sur des embryons provenant d'avortement pathologique ou sur un embryon provenant de l'autopsie d'une ancienne syphilitique.

Le *facteur de l'arrêt de développement* et de la déviation du modelage des embryons en double C est difficile à déterminer au point de vue général, faute de renseignements suffisants. Seul, l'embryon ETERNOD-DELAF. nous fournit un fait précis et nous ne pouvons conclure que par analogie pour les autres.

Chez l'embryon ETERNOD-DELAF., nous avons retrouvé un *tractus chorio-vitellin*, dont la présence a eu pour résultat d'immobiliser plus ou moins totalement le pédicule vitellin et la région moyenne du corps, à laquelle il est fixé (fig. 42 *B*). Ce tractus (*a b*) consiste en un canal, ou par place en un cordon épithélial, qui se détache de l'ectoderme chorial à la base d'une villosité, se dirige obliquement dans l'épaisseur de la lame choriale du mésoderme, traverse le magma réticulé et vient se terminer dans l'épaisseur du mésoderme de la paroi droite de la vésicule ombilicale, sans entrer aucunement en connexion avec l'épithelium entodermo-vitellin. Ce cordon épithélial est enveloppé d'une traînée mésodermienne qui se prolonge au-delà de son extrémité, passe comme un pont au-dessus de la gouttière cœlomienne droite (II, III) au niveau de la flexion dorsale de l'embryon et se perd dans la lame mésodermienne tapissant l'amnios (IV).

L'immobilisation de la vésicule ombilicale par ce tractus chorio-vitellin a retenti sur tout le modelage de l'embryon ETERNOD-DELAF. Celui -ci n'a pu effectuer qu'imparfaitement les divers mouvements de flexion et de bascule du développement normal. Voici les *actions mécaniques anormales* que nous avons pu reconstituer (fig. 42 *B*).

1. Le cœur a été arrêté dans sa flexion ventrale; il a été pincé entre la pression exercée par l'allongement et l'enroulement de la tête, et la résistance offerte par le pédicule vitellin immobilisé; la résultante de ces deux forces l'a refoulé contre la paroi ventrale du pharynx, qui s'est écrasée contre le système nerveux, en se tordant sur son axe (flèches 2, 2′, 2″, etc.).

2. Le mouvement de bascule, dans le sens ventral, du corps de l'embryon, n'a pas pu s'exécuter; cependant la croissance de la tête et du cœur se sont continuées presque normalement; la résultante de ces deux forces a rejeté violemment la région céphalique en arrière et provoqué la flexion dorsale, qui s'est localisée au niveau des 12e à 13e paires de somites, c'est-à-dire au point de fixation du tractus chorio-vitellin (flèches 3, 3′, 3″, etc.).

3. La fixation du tractus chorio-vitellin sur la paroi du corps a immobilisé et tendu la veine ombilicale droite qui a exercé ainsi une traction anormale sur le sinus veineux (*S V*) et provoqué une légère dextrocardie (flèche 5).

4. Enfin, la queue s'est trouvée complètement gênée, dans son développement; n'ayant pas la place de s'étendre entre le pédicule vitellin immobilisé et le pédicule abdominal, elle s'est tordue et fléchie de côté (flèches 1, 1′, 1″, etc.).

Le tractus épithélial, qui est venu s'accoler à la vésicule ombilicale, paraît donc bien le fauteur des désordres survenus dans le développement de l'embryon Eternod-Delaf., par les efforts mécaniques anormaux qu'il a provoqués, en immobilisant le sac vitellin et la région moyenne du corps de l'embryon.

La valeur de ce tractus chorio-vitellin est difficile à déterminer: constitue-t-il lui-même une anomalie ou ses rapports seuls sont-ils anormaux?

Plusieurs auteurs ont décrit une union mésodermique entre la vésicule ombilicale et le chorion.

Chez l'embryon Grosser (15), cette union est représentée par un long tractus mésodermien, allant du pôle vitellin au chorion, à travers le magma réticulé, et contenant dans son épaisseur des formations épithéliales (cordon, canal et même kystes) auxquelles, par leur structure, Grosser croit pouvoir attribuer une origine entodermienne. Par place, ce tractus présenterait des traces de dégénérescence.

Chez l'embryon Strahl-Beneke (41), l'union est plus étroite; le pôle vitellin est étiré en pointe par un cordon mésodermien relativement court et dont la traction paraît s'être exercée sur tout l'embryon, comme nous l'avons dit plus haut.

Chez l'embryon Eternod-Delaf., le tractus est moins direct, il est constitué avant tout d'un canal épithélial chorial, enveloppé de mésoderme; ce canal traverse obliquement le magma réticulé, rejoint le pôle vitellin et s'allonge dans l'épaisseur de la paroi vitelline, sans que jamais il ne s'établisse aucune connexion épithéliale entre l'ectoderme du canal chorial et l'entoderme de la vésicule ombilicale.

Nous nous représentons que ces tractus divers doivent se former au moment de la fissuration du magma réticulé; c'est du reste l'opinion qu'a déjà défendue Grosser (15). Mais leur sort est différent:

1. Après une durée éphémère, ils peuvent dégénérer et se rompre; il n'en reste

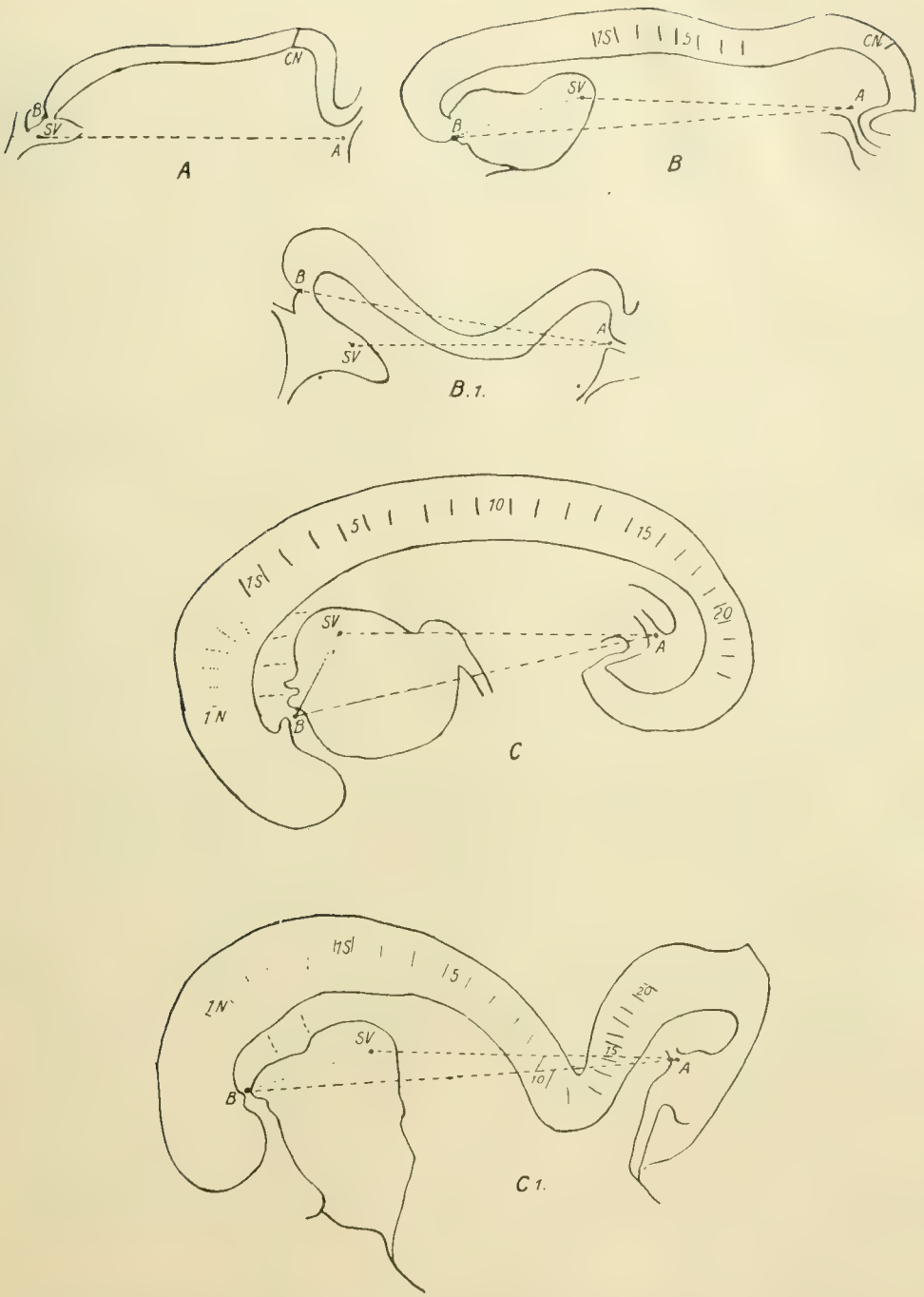

Fig. 43. — Comparaison des développements: normal et anormal (flexion en double C).

A	embryon Eternod Vuill.	normaux
B	embryon Eternod Du. Ga.	
C	embryon Meyer 300	
B_1	embryon Mall 391-Dandy	anormaux
C_1	embryon Eternod-Delaf.	

que des fragments, tels que les franges mésodermiennes situées au pôle vitellin de l'embryon FETZER.

2. Si leur durée est plus longue, ils peuvent s'allonger et devenir l'origine d'étirements de la vésicule ombilicale ou du chorion, en entraînant dans leur épaisseur des formations épithéliales; une dégénérescence secondaire, telle qu'elle s'annonce chez l'embryon GROSSER semble pouvoir déterminer encore leur rupture et permettre un développement normal.

3. Enfin, ils peuvent persister en immobilisant et en étirant l'embryon tout entier, comme dans l'œuf STRAHL-BENEKE, ou finir par provoquer la flexion en double C, comme chez l'embryon ETERNOD-DELAF.

Telle est l'explication qui semble pouvoir être admise par la comparaison des quelques embryons porteurs d'un tractus mésodermien, que nous connaissons. Il va sans dire que cette explication n'est peut-être pas définitive et qu'il faut attendre la découverte de nouveaux faits, qui la confirmeront ou la modifieront.

La ***conclusion***, à tirer de la comparaison des *embryons en double C* est que cette déformation n'est pas un simple accident de préparation, comme le penserait KEIBEL et quelques auteurs, mais qu'il s'agit d'une *véritable malformation* probablement d'origine annexielle et due à quelque bride choriale, analogue à celle que nous avons décrite chez l'embryon ETERNOD-DELAF.

Deux possibilités peuvent se réaliser au cours du développement.

1. L'embryon est libre pendant son modelage, suspendu seulement par le pédicule abdominal; il s'allonge, il exécute un mouvement général de bascule et il enroule son corps en spirale (fig. 43 *A*, *B* et *C*).

2. L'embryon est fixé par quelque bride pendant son modelage; il s'allonge, mais il ne peut basculer ni s'enrouler parfaitement; il se fléchit dorsalement en double C (fig. 43 B_1 et C_1).

La *flexion en double C* ne semble être, à notre sens, que le premier degré d'une malformation plus grave, *l'éventration*, dont le stade extrême est la *schizosomie réflexe*.

Les preuves, ou mieux l'observation de stades intermédiaires, nous manquent encore pour consolider cette hypothèse; cependant, une observation plus exacte, plus minutieuse, de l'allure générale de l'embryon ETERNOD-DELAF., de la réflexion dorsale de ses parois latérales et d'autres détails plus délicats parlent en sa faveur.

La même idée a déjà été défendue autrefois par ASCHOFF (1), par RISCHPLER (37) et plus récemment par KERMAUNER (27): que l'éventration est la conséquence d'une flexion anormale (lordose) de la colonne vertébrale, qui s'est produite très précocement et le premier de ces auteurs voit dans les embryons de HIS, fléchis en double C, le stade primaire de cette malformation.

Quant à sa cause, RISCHPLER accuse une soudure anormale entre le chorion et l'amnios, ayant arrêté l'allongement de cette seconde annexe et ayant ôté toute possibilité de flexion ventrale normale de l'embryon. Nous ne voulons pas nier absolument la possibilité d'un semblable accident; cependant, nous soulignons encore le fait que chez l'embryon ETERNOD-DELAF. la flexion lordotique, en double C, est due à la fixation anormale de la vésicule ombilicale et de la partie moyenne du corps de l'embryon par une bride chorio-vitelline.

Conclusions générales.

1. Le développement de l'embryon humain durant les premières semaines obéit à une série de courbes régulières: *courbes embryotectoniques.*

2. Les courbes embryotectoniques sont l'expression du développement moyen de l'embryon; elles sont la traduction graphique des rapports proportionnels existant entre les diverses parties de l'embryon; leurs valeurs géométriques sont donc des longueurs relatives et non pas des longueurs absolues.

3. L'étude des courbes embryotectoniques permet de diviser les premiers stades du développement en plusieurs périodes ou phases.

4. La première période est avant tout une *période de croissance,* correspondant à la création de l'aire embryonnaire avec ses plaques organiques primordiales.

5. La deuxième période est une *période de modelage* intense et correspond à la formation des organes primordiaux; elle se subdivise:

a) *Phase parabolique:* l'embryon s'allonge; il est projeté en avant par la prolifération du rebord du canal neurentérique, de telle sorte que sa tête décrit une *trajectoire parabolique,* tandis que son dos se courbe en un arc elliptique.

b) *Phase spirale:* l'embryon accélère son modelage et s'enroule en décrivant une large spire dont le pôle est l'origine cloacale de l'allantoïde (point allantoïdien); cette spire est la résultante de deux forces: 1. la force de projection de l'embryon due à la prolifération caudale; 2. la force de traction exercée sur la tête par le modelage du cœur autour du sinus veineux (considéré comme point fixe).

6. Pendant la deuxième période, le modelage régional de l'embryon se dessine:

a) La queue s'enroule dans un *cercle caudal,* dont le centre est le point allantoïdien.

b) Le dos s'incurve en une *demi-ellipse,* dont l'excentricité diminue graduellement.

c) La tête se recourbe en une *spire céphalique,* dont les rayons croissent en tendant à une progression géométrique (1 : 2 : 4 ou 1 : 3 : 9).

7. La troisième période est une nouvelle *période de croissance,* pendant

laquelle le modelage se continue comme dans la phase spirale de la deuxième période. La spire céphalique grandit, en s'assimilant successivement les parties nucales et cervicales des arcs dorsaux, tandis que, sous la poussée caudale, de nouveaux arcs dorsaux, de rayon plus long, se reforment.

8. Les rapports géométriques de la spire de la troisième période marquent une sorte d'oscillation: la spire se resserre graduellement, puis s'élargit à niveau au moment de l'apparition des premiers caractères fœtaux (embryon de 7 mm. environ).

9. Les variations individuelles peuvent modifier momentanément les proportions géométriques de la *spire céphalique* de l'embryon; cependant cette spire revient toujours à son équilibre, établi sur la progression géométrique 1 : 2 : 4.

10. Le développement normal obéit à une sorte de *rythme de la croissance de l'embryon*: aux périodes de modelage maximum succèdent régulièrement des périodes de croissance maximum.

11. La fermeture du canal neural déforme momentanément la courbure convexe dorsale et crée une *ensellure dorsale*, qui s'efface secondairement.

12. Cette ensellure dorsale est un véritable «locus minoris resistentiae», où peuvent se localiser des déformations accidentelles ou tératologiques.

13. Les *embryons en double C sont des embryons anormaux* caractérisés par une persistance et une aggravation de l'ensellure dorsale; ils ne réalisent aucune des courbes embryotectoniques normales.

14. La *période tératogénique* de la malformation en double C est la phase parabolique du développement; au moment où l'enroulement spiral devrait se réaliser, la flexion en double C (lordose embryonnaire) se fixe définitivement.

15. Chez l'embryon Eternod-Delaf., la cause de la courbure en double C est un tractus chorio-vitellin, qui a immobilisé la vésicule ombilicale et la région moyenne du corps de l'embryon et empêché son enroulement.

16. Les embryons en double C représentent le premier degré de l'éventration (ectopia viscerum) et de la schizosomie réflexe.

17. Les *courbes embryotectoniques* ont une double valeur:

a) Elles nous renseignent sur le *mécanisme du développement* de l'embryon, dont elles sont l'expression.

b) Elles sont un *critère de normalité ou d'anormalité* de l'embryon:

I. Tout embryon dont les courbes tendent à réaliser plus ou moins exactement les rapports proportionnels et les courbes embryotectoniques de son stade, peut être regardé comme normal.

II. Tout embryon, dont les courbes s'écartent de façon évidente des courbes embryotectoniques et ne réalise pas leurs rapports proportionnels, doit être regardé comme douteux, sinon anormal.

Bibliographie.

1. Aschoff. Über das Verhältnis der Leber und des Zwerchfells zu den Nabelschnur- und Bauchbrüchen. Virchows Archiv 1896. Bd. 144, S. 511.
2. Bremer. Description of a 4 mm. human embryo. The Amer. Journ. of Anatomy 1905. Vol. V, p. 459.
3. Broman. Beschreibung eines menschlichen Embryos von beinahe 3 mm. Länge mit spezieller Bemerkung über die bei demselben befindlichen Hirnfalten. Morphol. Arb. 1895. Bd. V, S. 169.
4. Broman. Normale und abnorme Entwicklung des Menschen. Wiesbaden 1911.
5. Bujard. Courbes embryotectoniques. C. R. Assoc. des Anat. XV réunion, Lausanne 1913, p. 206.
6. Dandy. A human embryo with seven pairs of somites measuring about 2 mm. in length. The Amer. Journ. of Anatomy 1910. Vol. X, p. 85.
7. Eternod. Premiers stades de la circulation sanguine dans l'œuf et l'embryon humain. Anat. Anz. 1898. Bd. XV.
8. Eternod. Il y a un canal notochordal dans l'embryon humain. Anat. Anz. 1899. Bd. XVI, S. 131.
9. Felix. Zur Entwicklungsgeschichte der Rumpfarterien des menschlichen Embryo. Morph. Jahrb. 1910. Bd. XLI, S. 577.
10. Fetzer. Über ein durch Operation gewonnenes menschliches Ei, das in seiner Entwickelung etwa dem Petersschen Ei entspricht. Verh. d. Anat. Gesellsch. Brüssel 1910. S. 110.
11. Frassi. Über ein junges menschliches Ei in situ. Arch. f. mikrosk. Anat. 1907. Bd. LXX, S. 492.
12. Frassi. Weitere Ergebnisse des Stadiums eines jungen menschlichen Eies in situ. Arch. f. mikrosk. Anat. 1908. Bd. LXXI, S. 667.
13. Grosser. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihäute und Placenta. Leipzig-Wien 1909.
14. Grosser. Zur Entwicklung des Vorderdarmes menschlicher Embryonen bis 5 mm größter Länge. Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. der Wissensch. in Wien. Mathem.-naturw. Klasse 1911. Bd. CXX, Abt. III.
15. Grosser. Ein menschlicher Embryo mit Chordakanal. Anat. Hefte 1913. Bd. XLVII, S. 653.
16. His. Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880—1885.
17. His. Zur Kritik jüngerer menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1880, S. 467.
18. His, Mittheilungen zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1881, S. 303.
19. Hochstetter. Bilder der äußeren Körperform einiger menschlicher Embryonen. München.
20. Ingalls. Beschreibung eines menschlichen Embryo von 4,9 mm. Arch. f. mikroskop. Anat. 1907. Bd. LXX, S. 506.
21. Keibel. Die Entwicklung der äußeren Körperform der Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten zwei Monaten. 1902. In Hertwig, Handb. d. vergl. u. exper. Entwick. d. Wirbeltiere. Bd. II, T. 2.
22. Keibel. Zur Embryologie des Menschen, der Affen und der Halbaffen. Verh. d. Anat. Gesellsch. Genève 1905 et Bull. du 1er Cong. fédér. intern. d'Anat. Genève 1905. 2me partie.
23. Keibel. Über ein junges, operativ gewonnenes menschliches Ei in situ. Verh. d. Anat. Gesellsch. Würzburg 1907.
24. Keibel. Überblick über die Gesamtentwicklung des Menschen und die Herausbildung seiner äußeren Körperform. In Keibel und Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen 1910. Bd. I, Kap. 6.

26. Keibel. Modelle nach einem jungen menschlichen Embryo mit offener Medullarrinne und 5—6 Ursegmentpaaren. Anat. Anz. 1911. Bd. XXXVIII, S. 13.

27. Keibel und Elze. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1908.

28. Kermauner. Die Mißbildungen des Rumpfes. In Schwalbe, Morphol. der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. III. Teil. I. Lief. 1909, S. 41.

29. Kollmann. Die Körperform menschlicher normaler und pathologischer Embryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1889, S. 105.

30. Kollmann. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.

31. Kollmann. Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Bd. I. Jena 1907.

32. Krömer. Wachsmodell eines jungen menschlichen Embryo. Verh. d. Ges. f. Gynäkologie 1903.

33. Lewis. Die Entwicklung des Darms und der Atmungsorgane. In Keibel und Mall, Handb. der Entwicklungsgeschichte des Menschen 1911. Bd. II, S. 295.

34. Low. Description of a human Embryo of 13—14 mesodermic somites. Journal of Anat. and Physiol. 1908. Vol. XLII (Third Serie: Vol. III), p. 237.

35. Peters. Über die Einbettung des menschlichen Eies. Leipzig-Wien 1899.

36. Pfannenstiel. Die ersten Veränderungen der Gebärmutter infolge der Schwangerschaft. XVIII. Die Bildung und Struktur des Amnion. In Winkel, Handb. der Geburtshilfe 1903. Bd. I (I. Hälfte).

37. Piper. Ein menschlicher Embryo von 6,8 mm Nackenlinie. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1900.

38. Rischpler. Über drei Fälle von Eventration. Archiv f. Entwicklungsmechanik 1898. VI, S. 556.

39. Gf. v. Spee. Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neurentericus. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1889. S. 161.

40. Gf. v. Spee. Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwicklungsstufen des menschlichen Eies. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1898. S. 1.

41. Gf. v. Spee. Referat: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere: 12. Mensch. In Schwalbe, Jahresber. über die Fortschr. d. Anat. u. Entw. N. F. Bd. XI, 2. T. 1906 (Literatur 1905).

42. Strahl und Beneke. Ein junger menschlicher Embryo. Wiesbaden 1910.

43. Streeter. Die Entwicklung des Nervensystems. In Keibel und Mall, Handb. der Entwicklungsgeschichte des Menschen 1911. Bd. II, S. 34.

44. Thompson. Description of a human Embryo of twenty-tree paired Somites. Journ. of Anat. and Phys. 1907. Vol. XLI, p. 159.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ANATOMISCHE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE MONOGRAPHIEN

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. WILHELM ROUX

---

3. HEFT

REMARQUES SUR LE MECANISME DU MODELAGE DES EMBRYONS HUMAINS

(JUSQU'A 6 à 7 mm. DE LONGUEUR)

COURBES EMBRYOTECTONIQUES

PAR

DR. EUG. BUJARD

GENÈVE

AVEC 43 FIGURES DANS LE TEXTE

LEIPZIG UND BERLIN

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1914

Preis: M. 14.—.

Printed in Germany

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin

Anatomische und entwicklungsgeschichtliche Monographien

herausgegeben von

Wilhelm Roux

Bisher sind erschienen:

1. Heft:

Das Gehirn des Chemikers D. J. Mendelejew

von

W. v. Bechterew und R. Weinberg

Mit einem Bildnis Mendelejews und 8 Tafeln

23 S. Lex. 8. Geheftet ℳ 7.—

---

2. Heft:

Die Hernia Mesenterico-Parietalis dextra

Versuch einer kausalen Analyse der atypischen Lagerung des Darmes

von

Paul Eisler und Joh. Fischer

Mit 3 Figuren im Text. V u. 84 S. Lex. 8. Geheftet ℳ 7.—

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin

Vorträge und Aufsätze über
Entwicklungsmechanik der Organismen

unter Mitwirkung von zahlreichen Gelehrten

herausg. von **Prof. Wilhelm Roux.** Gr. 8

Heft 1: **Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft.** Eine Ergänzung zu den Lehrbüchern der Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Tiere. Nach einem Vortrag, gehalten in der ersten allgemeinen Sitzung der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Breslau am 19. September 1904 von Wilhelm Roux. Mit zwei Tafeln und einer Textfigur. XIV, 283 S. *M* 5.—

Heft 2: **Über den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges** und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen von Jacques Loeb. 32 S. *M* —.80

Heft 3: **Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme.** Nach Vorlesungen, gehalten an der Wiener Universität im Sommersemester 1907 von Hans Przibram. Mit 6 Figuren im Text. VI, 84 S. *M* 2.40

Heft 4: **Über umkehrbare Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung** von Eugen Schultz. 48 S. *M* 1.40

Heft 5: **Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge** von Wolfgang Ostwald. Mit 43 Figuren im Text und auf 11 Tafeln. VI, 71 S. *M* 2.80

Heft 6: **Über chemische Beeinflussung der Organismen durch einander.** Vortrag, gehalten am 9. Dezember 1908 in der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle a. S. von Ernst Küster. 25 S. *M* 1.—

Heft 7: **Der Restitutionsreiz.** Rede zur Eröffnung der Sektion für experimentelle Zoologie des 7. internationalen Zoologenkongresses zu Boston von Hans Driesch. 24 S. *M* 1.—

Heft 8: **Einige Gedanken über das Wesen und die Genese der Geschwülste.** Vortrag, gehalten in der Gesellschaft zur Bekämpfung der Krebskrankheit, im Januar 1909, St. Petersburg, von Gustav Schlater. 44 S. *M* 1.20

Heft 9: **Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet** von Emil Godlewski jun. Mit 67 Figuren. 301 S. *M* 7.—

Heft 10: **Über die gestaltliche Anpassung der Blutgefäße** unter Berücksichtigung der funktionellen Transplantation von Albert Oppel. Mit einer Originalbeigabe von Wilhelm Roux, enthaltend seine Theorie der Gestaltung der Blutgefäße, einschließlich des Kollateralkreislaufs. IX, 182 S. *M* 4.40

Heft 11: **Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus** von Charles Manning Child. VII, 157 S. *M* 4.—

Heft 12: **Autokatalytical substances the determinants for the inheritable characters.** A biomechanical theory of inheritance and evolution by Arend L. Hagedoorn. IV, 35 S. *M* 1.20

Heft 13: **Über Zellverschmelzung mit qualitativ abnormer Chromosomenverteilung als Ursache der Geschwulstbildung** von Otto Aichel. Mit einem Vorwort von W. Roux. Mit 25 Abbildungen im Text. VII, 115 S. *M* 4.40

Heft 14: **Über Periodizität und Reize bei einigen Entwicklungsvorgängen** von Eugen Schultz. 26 S. *M* 1.—

Heft 15: **Gutachten über dringlich zu errichtende Biologische Forschungsinstitute,** insbesondere über die Errichtung eines Institutes für Entwicklungsmechanik für die Kaiser Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften. Erstattet von Wilhelm Roux. IV, 30 S. *M* 1.80

Heft 16: **Die Bedeutung der entwicklungsmechanischen Forschung** für die Embryologie und Pathologie des Menschen von Alfred Fischel. VII, 69 S. *M* 2.40

Heft 17: **Die entwicklungsmechanisch-metaplastischen Potenzen der tierischen Gewebe** von Józ. Nusbaum. VI, 39 S. *M* 1.50

Heft 18: **Licht, Farbe und die Pigmente.** Beiträge zu einer Pigmenttheorie von Slavko Sećerov. III, 65 S. *M* 3.—

Heft 19: **Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge** nebst einer Einschaltung über die Hauptarten des Entwickelungsgeschehens von Wilhelm Roux. Zweite, verbesserte Auflage. V, 68 S. *M* 2.—

Heft 20: **Zelle und Gewebe in neuem Licht** von Emil Rohde. Mit 40 Figuren. VIII, 136 S. *M* 5.—

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin

Soeben begann zu erscheinen:

Internationale Zeitschrift

für

Physikalisch-chemische Biologie

Unter Mitwirkung von

M. Ascoli (Catania), L. Asher (Bern), O. Bail (Prag), W. M. Bayliss, (London), H. Bechhold (Frankfurt a. M.), G. Bertrand (Paris), J. Bordet (Brüssel), F. Bottazzi (Neapel), J. F. Mc. Clendon (Minnesota), F. Czapek (Prag), C. Delezenne (Paris), Ph. Eisenberg (Breslau), H. v. Euler (Stockholm), H. Freundlich (Braunschweig), U. Friedemann (Berlin), H. Führer (Freiburg i. B.), O. v. Fürth (Wien), G. Galeotti (Neapel), P. Girard (Paris), O. Gros (Leipzig), W. H. Hardy (Cambridge), E. N. Harvey (Princeton), L. J. Henderson (Cambridge Mass.), A. Herlitzka (Turin), G. Izar (Catania), N. Koltzoff (Moskau), A. von Koranyi (Budapest), K. Landsteiner (Wien), A. B. Macallum (Toronto), Th. Madsen (Kopenhagen), A. P. Mathews (Chikago), A. Mayer (Paris), B. Moore (Liverpool), M. Nicolle (Paris), Sven Odén (Upsala), J. W. Osterhout (Cambridge Mass.), Th. Paul (München), W. Pauli (Wien), L. Popielski (Lemberg), E. Przibram (Wien), C. Regaud (Paris), T. B. Robertson (Berkeley), P. Rona (Berlin), W. Ruhland (Halle), S. P. L. Sörensen (Kopenhagen), K. Spiro (Straßburg), W. Straub (Freiburg i. B.), S. B. Schryver (London), H. v. Tappeiner (München), A. J. J. Vandevelde (Gent), E. Weil (Prag), H. Zangger (Zürich), E. Zunz (Brüssel) sowie anderen Fachgenossen

herausgegeben

unter Mitarbeit von

H. I. Hamburger (Groningen), **V. Henri** (Paris), **J. Loeb** (New York)

von

J. Traube (Charlottenburg-Berlin)

Die Zeitschrift wird im Interesse schnellster Veröffentlichung in zwanglosen Heften erscheinen. Sechs Hefte bilden einen Band, der 30—33 Bogen umfaßt. Jeder Band kostet etwa M. 15.—

Probeheft steht unentgeltlich zur Verfügung.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 04728